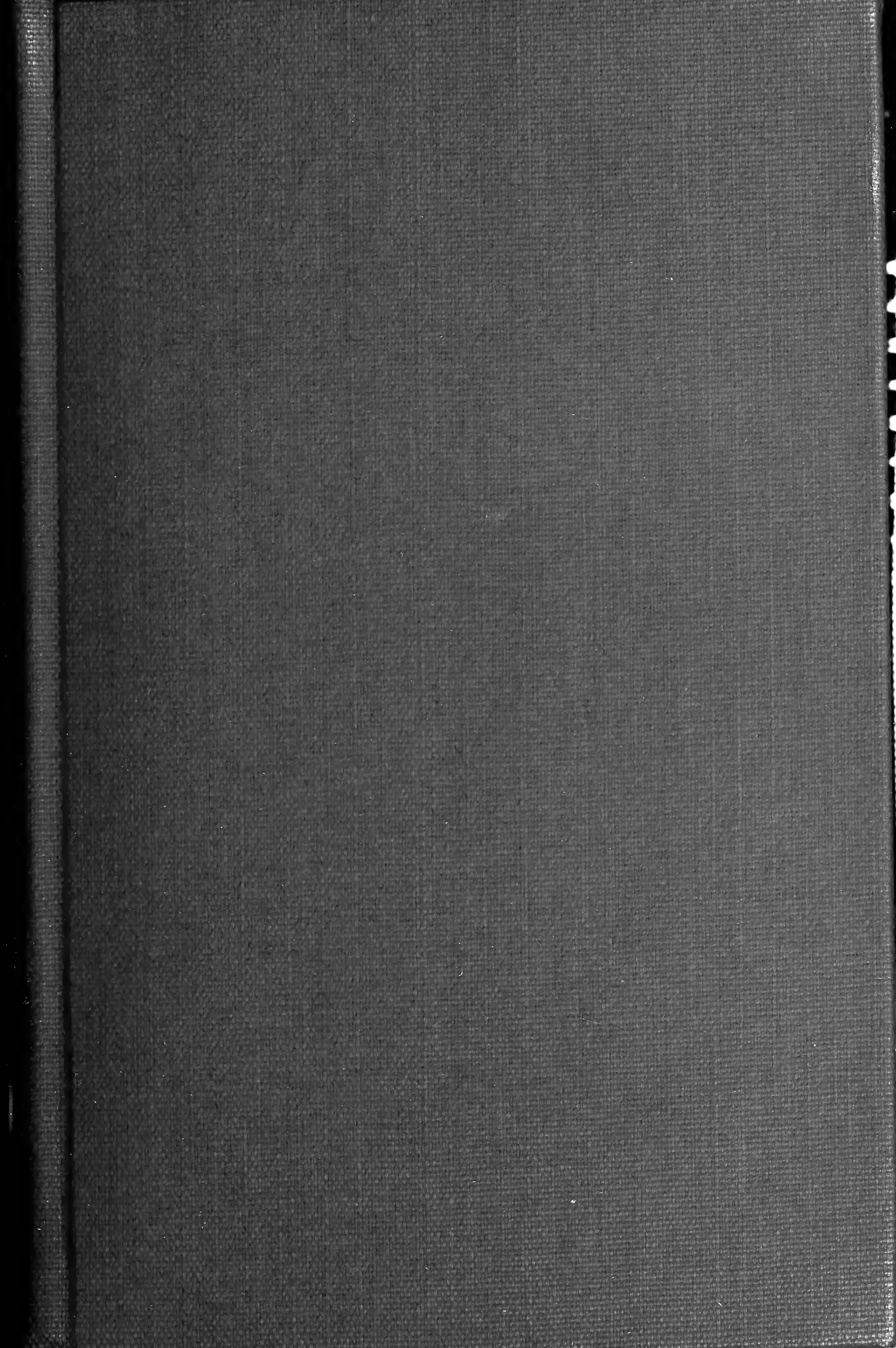
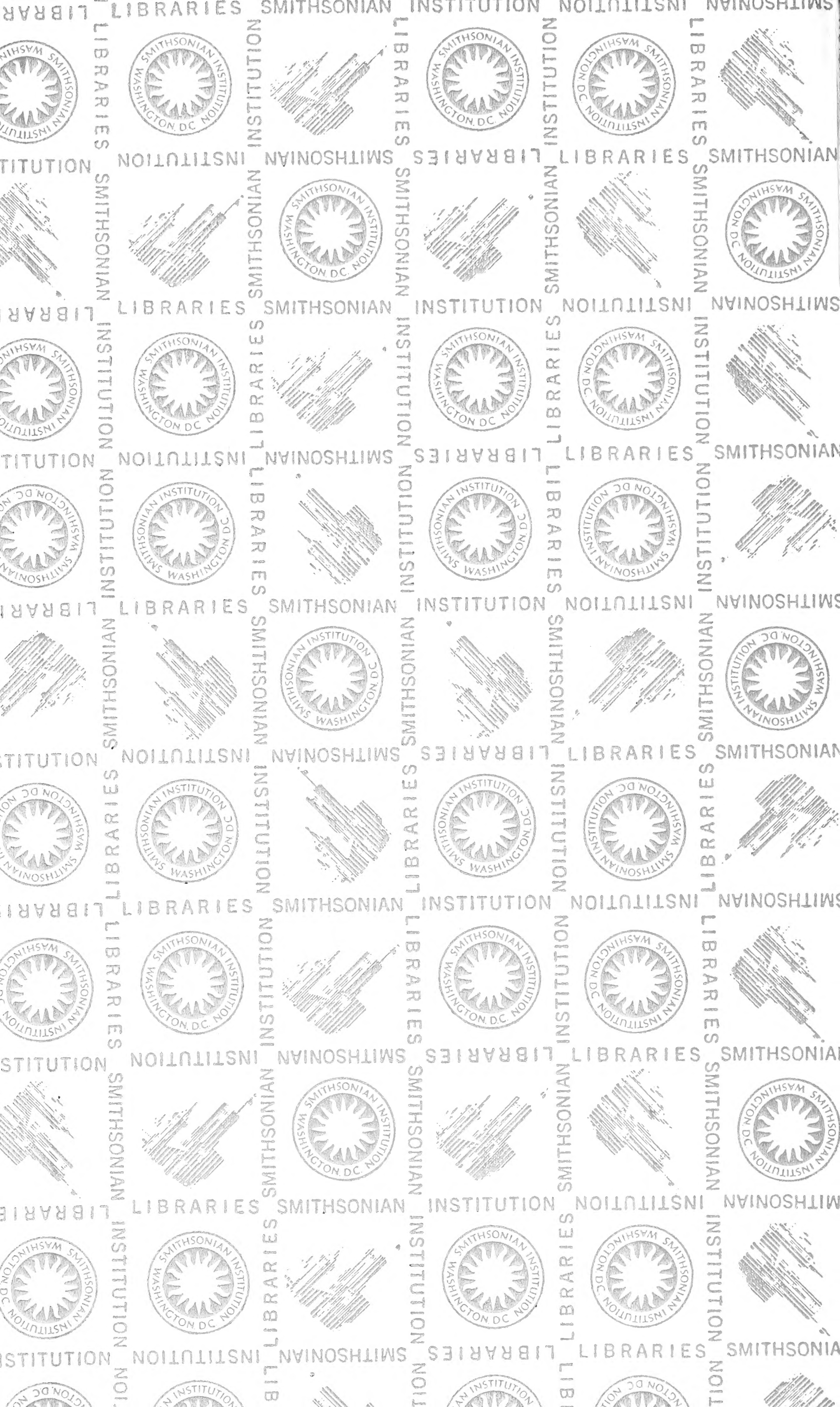



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

HENRI DE LACAZE-DUTHIERS

MEMBRE DE L'INSTITUT DE FRANCE
PROFESSEUR A LA SORBONNE
FONDATEUR ET DIRECTEUR DES LABORATOIRES DE ROSCOFF ET DE BANYULS-SUR-MER

ET

G. PRUVOT

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE
DÉLÉGUÉ SOUS-DIRECTEUR DES LABORATOIRES DE ZOOLOGIE PRATIQUE ET APPLIQUÉE
DE LA SORBONNE

TROISIÈME SÉRIE

TOME SEPTIÈME

1899

PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS ET G. PRUVOT
Membre de l'Institut. Professeur à l'Université de Grenoble.

3e SÉRIE, T. VII. NOTES ET REVUE. No 1.

I

LES PRÉTENDUS ORGANES PHAGOCYTAIRES
DÉCRITS PAR KOULVETCH CHEZ LA BLATTE

Par L. Cuénot,
Professeur à l'Université de Nancy.

Dans un travail paru en 1898 [1], Koulvetch décrit chez la Blatte (*Periplaneta orientalis* L.) des organes lymphoïdes groupés par paires sur les côtés du cœur, au niveau des orifices cardiaques ; à la suite d'injections cœlomiques de carmin et de bactéries, ces organes se remplissent des substances injectées et sont ainsi mis en évidence : ce seraient donc des organes phagocytaires, comme ceux que Kowalevsky et moi avons décrits chez les Grillons, Acridiens et Forficules.

Je regrette que Koulvetch n'ait pas connu mes mémoires antérieurs sur le même sujet, parus en 1895 et 1897 [2] ; il aurait pu y voir que la Blatte, de même que les Locustides et les Mantides, ne possède pas du tout d'organes phagocytaires. Lorsqu'on injecte du carmin dans le cœlome, cette substance est capturée par les phago-

[1] Koulvetch, *Sur la structure de la portion thoracique du système sanguin et des organes lymphoïdes chez* Periplaneta orientalis (en russe) [*Travaux du laboratoire de zoologie de l'Université de Varsovie*, 1898, p. 181].

[2] Cuénot, *Études physiologiques sur les Orthoptères* (*Archives de biologie*, t. XIV, 1895, p. 295). — *Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés* (*Archives d'anatomie microscopique*, t. I, 1897, p. 153).

cytes libres (jeunes amibocytes au stade II), errant dans le liquide sanguin; ces phagocytes remplis de carmin s'agglomèrent souvent en nodules plus ou moins volumineux qui, par suite de leur poids, cessent d'être entraînés par le courant circulatoire et s'arrêtent en particulier dans les points où la circulation est ralentie par l'étroitesse des passages. On comprend très bien que ces plasmodes se rencontrent en abondance aux environs du cœur et notamment au niveau des étroits orifices de cet organe, simulant ainsi des organes phagocytaires fixes. Si Koulvetch avait fait des coupes transversales de Blattes non injectées, il aurait pu se convaincre qu'il n'y a pas d'amas cellulaires fixes dans les régions où il trouve, après injection, des pseudo-organes phagocytaires; d'ailleurs, la structure concentrique qu'il a nettement représentée (fig. 3) dans ces nodules montre bien que ceux-ci sont formés par des phagocytes accolés les uns aux autres.

Koulvetch n'est d'ailleurs pas le seul auteur qui ait fait une pareille erreur d'interprétation; beaucoup des prétendus organes phagocytaires qui ont été signalés dans ces derniers temps sont tout simplement des embolies de phagocytes, chargés de granules solides, groupés en amas et arrêtés pour une raison mécanique: je citerai, au hasard, les ramifications de l'artère hépatique chez l'Écrevisse (Saint-Hilaire), plusieurs des organes signalés par Cantacuzène chez divers Polychètes (sûrement ceux d'*Arenicola marina* L.), le rein gauche ou sac papillaire des *Trochus*, la cavité du typhlosolis des Lumbricides, etc. Pour éviter une pareille erreur, il faut déceler les organes phagocytaires avec des injections d'encre de Chine, dont les grains excessivement fins forment moins d'embolies que le carmin, poudre lourde et grossière, et il est indispensable de toujours vérifier, sur des individus non injectés, s'il y a bien des amas cellulaires fixes aux points où l'on soupçonne des organes phagocytaires.

II

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DES ANNÉLIDES; LES APPENDICES SÉTIGÈRES CÉPHALIQUES DES TOMOPTÉRIDES,

Par A. Malaquin.

La région antérieure du corps des Annélides, que l'on appelle *tête*, *lobe* ou *segment céphalique*, *prostomium*, etc., est l'objet d'inter-

prétations différentes : 1° cette région est morphologiquement différente des *métamères* (anneaux, zoonites, segments, etc.), qui composent la région suivante (*soma*, *métastomium*, etc., Kleinemberg, Meyer, Racovitza, etc.) ; 2° il n'y a aucune différence essentielle entre la région céphalique et la région somatique, et l'on retrouve dans la première la structure d'un métamère (ou de plusieurs, selon les auteurs) très modifié (Pruvot, Viguier, Hatschek, etc.). Il est donc important de rechercher les rapports et les différences de ces deux régions, tant au point de vue de la morphologie des Annélides qu'à celui des affinités que peut présenter ce groupe.

Pour soutenir l'homologie de la région céphalique et des segments somatiques, j'ai invoqué, dans un mémoire antérieur [1], une série de preuves, dont une des plus importantes est la suivante : *le segment céphalique* (des Annélides) *peut porter des appendices ayant la forme de rames sétigères.* Ce cas s'appliquait aux *Tomopteris.* Ces Annélides pélagiques présentent deux longs appendices sétigères antérieurs (les seuls sétigères de l'adulte), dont l'innervation paraissait provenir du cerveau et que l'on croyait, pour cette raison, de nature céphalique. Mais d'après des recherches d'E. Meyer [2], les deux nerfs céphaliques que l'on croyait destinés aux appendices sétigères se rendraient aux organes sensoriels de la nuque, tandis que leur innervation proviendrait du deuxième ganglion de la chaîne ventrale. Cette unique preuve de l'existence d'appendices sétigères, chez les Annélides, disparaissait.

Dans ces deux interprétations, il n'est pas tenu compte d'une paire d'appendices plus antérieurs, également sétigères, signalés déjà anciennement par Claparède et Carpenter et revus depuis par d'autres auteurs. Ces appendices n'existent que chez les formes jeunes, et ils disparaissent avant l'âge adulte. L'étude des *Tomopteris* jeunes m'a montré que ces appendices sétigères transitoires étaient les vrais appendices céphaliques.

Pour déterminer la valeur morphologique des deux paires d'appendices sétigères de la région antérieure des *Tomopteris*, il est essentiel de les étudier sur les individus où ils sont simultanément présents et d'en préciser : 1° les connexions : 2° l'innervation.

I. *Connexions.* — Les *Tomopteris* jeunes, comptant moins de dix

[1] A. Malaquin, *Recherches sur les Syllidiens*, 1893.

[2] E. Meyer, *Ueber die Morphologische Bedeutung der borstentragenden « Fuhlercirren » von* Tomopteris (*Biolog. Centralb.*, Bd. X, p. 506-507, 1890).

segments, permettent d'étudier les relations de la région antérieure du corps et de ses appendices, mieux que chez les adultes. Chez ces derniers, en effet, les grands appendices sétigères ont pris une telle extension, que leurs parties basilaires, considérablement élargies, s'étendent et se soudent en avant et dorsalement, recouvrant la région céphalique et modifiant les relations des parties qui la composent. Chez les jeunes individus, au contraire, ces appendices sétigères ont des dimensions plus réduites, leur partie basilaire reste latérale, et la région céphalique, avec les yeux et les organes des sens nuchaux, en est nettement séparée. Celle-ci a l'aspect d'une masse quadrangulaire à peu près complètement remplie par le cerveau, dont les neurones superficiels se mélangent et se confondent avec les éléments épidermiques ; elle précède les appendices dont il a été question, et elle porte en avant une partie en forme d'enclume ou de queue de Cétacé dont elle est séparée par un étranglement. Sur les côtés dorsaux et latéraux existent deux épaississements épithéliaux ciliés s'étendant sur toute la longueur du cerveau ; ce sont les organes sensoriels nuchaux. Tout à fait en avant de la masse cérébrale s'insèrent, latéro-ventralement, deux petits appendices munis d'une seule soie, et qui, par leur situation et leurs relations histologiques, émanent de l'épithélium céphalique. Mais, au lieu de se développer comme leurs congénères postérieurs, ces appendices céphaliques s'atrophient : leurs soies tombent d'abord, puis les éléments épidermiques qui les forment exclusivement disparaissent à leur tour et l'on n'en retrouve plus trace chez l'adulte.

En résumé, l'étude des jeunes *Tomopteris* démontre la présence d'une paire d'appendices sétigères céphaliques, dont l'existence est transitoire, et d'une paire d'appendices semblables post-céphaliques qui persistent chez l'adulte.

II. *Innervation.* — Aucun nerf ne pénètre dans les appendices grêles antérieurs situés sur le cerveau. Mais ces organes, comme je viens de le dire, ne sont eux-mêmes qu'un prolongement, qu'une émanation de l'épiderme céphalique et en relation immédiate avec les neurones cérébraux superficiels.

L'innervation des appendices sétigères postérieurs de la deuxième paire (les seuls sétigères que possède l'adulte) a donné lieu aux interprétations différentes indiquées plus haut. Chez les *Tomopteris* qui ne possèdent encore que huit à dix segments, deux nerfs, s'insérant vers le milieu des connectifs œsophagiens, pénètrent dans la partie basilaire

ventrale des appendices sétigères postérieurs, cheminent dans l'épithélium et se perdent dans le voisinage du bulbe sétigère. De plus, deux nerfs partent un peu en arrière du point de réunion des connectifs œsophagiens, et pénètrent dans la partie basilaire postérieure des mêmes appendices. Chez l'adulte, les nerfs issus des connectifs œsophagiens se développent beaucoup ; leur point d'insertion remonte le long des connectifs œsophagiens, de sorte qu'ils paraissent émerger des angles postérieurs du cerveau. En réalité, il est toujours possible de préciser leur origine vraie sur les connectifs, et l'on peut suivre le trajet de ces nerfs, jusqu'à l'épanouissement de leurs fibres, dans les muscles moteurs du bulbe sétigère. Quant à la seconde paire de nerfs, elle reste grêle, et c'est probablement à celle-ci que Meyer fait allusion.

Les relations nerveuses démontrent donc, de même que les connexions morphologiques, que la première paire d'appendices sétigères transitoires est céphalique ; et que la seconde paire, définitive et persistante, est post-céphalique ; son innervation par les connectifs en fait une dépendance du premier segment qui suit la tête, c'est-à-dire du segment dit *tentaculaire*.

Les observations précédentes, appliquées à la morphologie générale des Annélides chœtopodes, permettent de tirer les conclusions suivantes, qui sont de deux ordres :

1° Ontogénétiquement, la présence d'organes sétigères céphaliques, rudimentaires et transitoires, chez les Tomoptérides, indique que la région céphalique des Annélides a possédé primitivement des appendices de nature sétigère ;

2° Morphologiquement, la région céphalique chez les Annélides est, au moins au point de vue de la présence d'organes sétigères, comparable aux métamères de la région somatique.

III

SUR LES GLANDES SALIVAIRES DES MUSCIDES ET DES PIOPHILIDES,

Par Louis Vallé.

Les glandes salivaires des *Calliphora vomitoria*, *cærulea*, de l'*Eurygaster agilis*, de la *Musca domestica*, sont au nombre de deux. Par suite de leur réunion dans la tête, elles ont un canal excréteur com-

mun. Nous prendrons pour type la *Calliphora vomitoria* et étudierons successivement ces glandes chez la larve et chez l'adulte.

Chez la larve, y compris le canal excréteur commun, leur longueur ne dépasse pas la moitié de celle de l'animal. Elles courent parallèlement au tube digestif, tout en étant situées dans un plan horizontal inférieur à celui du conduit intestinal. Le débouché commun se trouve à la base des mandibules, en avant de la pièce chitineuse sur laquelle ces dernières s'insèrent. Le canal excréteur a une constitution trachéenne bien nette ; il passe sous la pièce basilaire des mandibules, longe ventralement l'œsophage et se divise en deux conduits en avant de la masse nerveuse céphalique. Le cerveau est relié au ganglion sous-œsophagien par des connectifs très épais : c'est en dehors de ces derniers que passent les branches du conduit excréteur. Les branches grossissent peu à peu, prennent une constitution cellulaire glanduleuse de plus en plus marquée et viennent s'unir aux glandes proprement dites en arrière de la masse nerveuse céphalique. Les glandes courent le long du tube digestif jusqu'au niveau du sixième anneau larvaire. Là, elles se rapprochent, s'incurvent sous le tube digestif et se terminent dans une même masse graisseuse. La surface des glandes est irrégulière; les cellules sécrétrices y produisent des renflements. Ces cellules sont larges, ont un noyau très apparent avec nucléoles bien visibles. Elles appartiennent, d'après la classification de M. Ranvier, aux glandes mérocrines. Elles sont moins nombreuses aux extrémités distales qu'aux extrémités proximales des glandes.

Chez l'adulte, les glandes proprement dites sont deux longs cylindres s'étendant de la partie postérieure du cerveau au niveau du milieu du rectum. Elles se réunissent sous le cerveau pour venir déboucher au point d'union du pharynx et de la trompe.

Pendant la métamorphose, le corps de la nymphe subit un raccourcissement. En effet, en ouvrant la coque d'une chrysalide, on n'aperçoit l'extrémité antérieure de la tête que vers le milieu du troisième anneau larvaire; l'armature buccale larvaire se retrouve tout entière en place ; enfin, la tête très grosse de l'imago ne pourrait tenir dans les premiers anneaux de la larve, plus petits que les autres. Par suite de ce raccourcissement, le tube excréteur des glandes se courbe vers le bas pour gagner la trompe ; sa courbure est moins accentuée que celle du tube digestif, obligé de remonter plus haut pour arriver au collier œsophagien. Comme chez la larve,

le conduit excréteur de l'imago a une constitution trachéenne, bien marquée par son filament spiralé.

Les glandes salivaires, écartées de l'œsophage par la courbure indiquée ci-dessus et par l'épaississement des connectifs péri-œsophagiens, se rapprochent de lui pour traverser le cou. Dans le thorax, elles s'enroulent sur elles-mêmes formant chacune une petite pelote, placées l'une à droite, l'autre à gauche du tube digestif. Puis, elles ont une apparence flexueuse jusqu'à l'entrée de l'abdomen. Là, elles se placent côte à côte sous le tube digestif, traversent une petite masse graisseuse et pénètrent dans l'abdomen. S'écartant du tube digestif et des viscères abdominaux, elles remontent vers la paroi supérieure du corps, s'éloignent l'une de l'autre et viennent finalement se terminer, dans des masses graisseuses séparées au niveau du milieu du rectum. Les cellules glandulaires ont la même apparence que chez la larve; elles sont moins larges, mais présentent un noyau bien net. Les conduits excréteurs ont partout un calibre moindre que les glandes, et ces dernières ont un diamètre moindre chez l'adulte que chez la larve.

Les Piophilides ont deux sortes de larves : les unes nues, les autres portant un grand nombre de poils, dont quelques-uns très longs et ramifiés. Les larves nues, suivant leur grosseur, donnent comme imagos : *Piophila casei*, *P. nigrimana*, *P. nigricornis*, etc.; les poilues donnent : *Piophila atrata*, etc. Les glandes salivaires ont un aspect différent dans l'un et l'autre groupe larvaire. Chez les nues, ce sont deux cylindres terminés chacun par un cône et portant un étranglement vers le milieu. Les deux glandes des larves poilues, après leur anastomose avec le canal excréteur, se recourbent vers la tête pour redescendre ensuite vers l'extrémité postérieure. Dans les deux groupes, les glandes ont un canal excréteur commun, débouchant, dans la cavité buccale, en avant de la pièce basilaire des mandibules. Ce canal excréteur est trachéen dans toute sa longueur chez les larves nues, dans une partie seulement chez les poilues, le reste du tube devenant de plus en plus glandulaire au fur et à mesure qu'il s'approche des glandes. La bifurcation se fait en avant du cerveau, et les branches ainsi formées enserrent les connectifs péri-œsophagiens. Les glandes des larves poilues ont leurs cellules sécrétrices uniformément réparties sur toute leur longueur. Les glandes des larves nues ont plus de cellules sécrétrices dans la partie précédant l'étranglement que dans celle qui suit; l'étranglement lui-même en

présente : elles y sont moins épaisses. Les glandes salivaires se terminent vers le milieu du corps de l'animal ; elles sont adjacentes au tube digestif, à un niveau un peu inférieur, passent sous la masse nerveuse céphalique, et leur conduit excréteur commun est sous-jacent au tube digestif.

Les adultes ont des glandes salivaires beaucoup plus longues, mais de diamètre moindre. Leur débouché commun se fait à l'union du pharynx avec la trompe. Une courbure semblable à celle de la *Calliphora vomitoria* et occasionnée par les mêmes causes se produit dans la tête. La bifurcation se produit sous le ganglion sous-œsophagien ; les branches remontent, s'accolent au tube digestif pour traverser le cou. Dans le thorax, les glandes ne forment pas de pelotes ; elles sont légèrement flexueuses. Dans l'abdomen, elles s'éloignent du tube digestif et se terminent, dans des masses graisseuses, au niveau de la partie médiane du rectum. Les cellules glandulaires sont moins larges que chez les larves, mais elles sont uniformément réparties. Le canal commun est trachéen. Le débouché des glandes salivaires des imagos muscides et piophilides est muni d'un clapet, valve membraneuse fermant l'ouverture.

IV

LA COULEUR DANS LA NATURE,

Par Miss M. Newbigin.

(*Colour in Nature, a Study in biology*, London, Murray, in-8°, 344 pages, 1898.)

Dans un important ouvrage, ne contenant pas moins de quinze chapitres, miss M. Newbigin réunit d'une façon intéressante tous les documents connus jusqu'aujourd'hui, relatifs à la coloration des êtres vivants, à l'étude physico-chimique des pigments, à leur rôle physiologique, et enfin les différentes théories proposées pour expliquer l'apparition et le rôle biologique des couleurs.

L'auteur fait d'abord la distinction entre les couleurs *structurales* ou *optiques* et les couleurs pigmentaires proprement dites. Les premières, comme leur nom l'indique, proviennent d'effets optiques dus à une structure particulière du tissu (réflexion totale, interférence, etc.), tandis que les couleurs pigmentaires sont produites par un dépôt de grains figurés, appelés *pigments*.

Les couleurs structurales peuvent aussi résulter d'une association entre une structure spéciale et un dépôt de pigments ; d'où deux grands groupes dans la classification des couleurs structurales :

1. *Couleurs structurales indépendantes de tout pigment.* — (α) Couleurs dues

à la réflexion totale de la lumière, produite par l'intercalation de bulles d'air ou d'un autre gaz dans un tissu. Exemple: le blanc des fleurs du lis, des plumes blanches, du poil des animaux polaires, etc.

(β) Couleurs produites par des phénomènes d'interférence, dus à la striation d'une cuticule (Ver de terre), à la présence de soies très fines (*Aphrodite*).

2. *Couleurs structurales dépendant de la présence d'un pigment.* — (α) Couleurs *objectives*, qui ne changent pas de teinte quand l'angle de la lumière incidente varie. Exemples : couleur *verte* de plumes d'Oiseaux, due à l'association d'un pigment jaune et d'une modification structurale; couleur *bleue* de plumes d'Oiseaux (et probablement d'ailes d'Insectes) due à la présence d'un pigment sombre vu à travers une couche absorbante (?).

(β) Couleurs *subjectives*, qui changent avec l'angle d'incidence de la lumière. Exemple: *couleurs métalliques* des Oiseaux et des Insectes, dues à la présence d'un pigment brun foncé ou noir, dans un tissu spécial.

L'explication physique des couleurs du second groupe est encore inconnue.

L'origine des couleurs structurales est très obscure. On peut remarquer cependant qu'elles ont un développement considérable, principalement chez les Oiseaux et les Papillons ; or, ces deux groupes si éloignés sont caractérisés par la richesse de leurs formations cuticulaires ; il est à penser que les couleurs structurales sont un résultat de l'extrême différenciation de la cuticule, et ont alors pour origine la même cause qui produit cette différenciation.

Les couleurs pigmentaires sont les véritables couleurs biologiques. Elles sont produites par des pigments, composés chimiques tantôt simples, tantôt d'une grande complexité, qui, déposés à l'intérieur des tissus, peuvent parfois être extraits au moyen de réactifs appropriés. On n'a pas encore pu faire de classification logique des pigments, à cause des nombreuses difficultés que présente l'étude de leurs propriétés et de leur composition chimique; ensuite parce que leurs fonctions physiologiques sont trop peu connues.

On peut remarquer cependant que la plupart des pigments des plantes et des animaux sont produits par les organismes où ils se trouvent, tandis que d'autres, assez rares, sont introduits dans l'animal par la nutrition, sans subir aucune transformation, et se déposent tels quels dans ses tissus. D'où il résulte immédiatement deux groupes principaux de pigments : pigments naturels et pigments introduits.

I. Pigments naturels:

1° Pigments d'importance physiologique directe, jouant par exemple un rôle dans la respiration ou la fixation d'énergie. Types : *hémoglobine*, *chlorophylle*.

2° Pigments dérivés de l'hémoglobine et de la chlorophylle, produits par la décomposition de ceux-ci. Exemples : *mélanine*, pigment sombre qui colore la peau et les poils des Mammifères; les couleurs variées des œufs d'Oiseaux sont dues aussi à des pigments dérivés du sang.

3° Pigments de déchet. Hopkins et Urech ont montré que les couleurs de certains Papillons (Piérides) sont dues à des produits de déchet de l'organisme (acide lépidotique, acide urique). La *guanine* qui colore les écailles, le péritoine, la vessie natatoire des Poissons, rentre aussi dans cette catégorie.

4° Produits de réserve, ou pigments associés avec des réserves. Exemple : les

lipochromes, de couleur jaune, orange, rouge, répandus chez les plantes et les animaux, et associés habituellement avec de la graisse (téguments et œufs de divers Crustacés, Insectes, Echinodermes, Vertébrés).

II. Pigments introduits dans l'animal par la nutrition :

On en trouve, d'après Poulton, dans les Chenilles de certains Piérides, dont la coloration verte est due à des substances plus ou moins voisines de la chlorophylle, provenant des feuilles dont elles se nourrissent. Quant aux autres exemples donnés par Newbigin (coloration verte des os de Belone et de Protopterus, marennine des Huîtres vertes), il est tout ce qu'il y a de plus douteux qu'il s'agisse là de pigments introduits, mais on en pourrait citer d'autres qui rentrent sûrement dans cette catégorie, par exemple les pigments homochromiques des *Cycloporus*, commensaux des Botrylles (Francotte, *Arch. zool. expér.*, 1898).

[Cette classification est vraiment peu satisfaisante, car elle mélange le critérium physiologique au criterium chimique. Où prendront place les pigments biliaires des Invertébrés, la marennine des Huîtres vertes, la vivianite des os verts de Belone, le noir des Céphalopodes et tant d'autres? Comme un même pigment peut très bien avoir deux rôles différents suivant l'être chez lequel on le considère (chlorophylle chez une plante et chez un animal herbivore qui se colore en vert), il est évident que la seule classification à tenter doit reposer sur une base chimique ; plus tard elle se précisera, mais c'est celle-là qu'il faut essayer dès maintenant].

Des cinq groupes de pigments établis par Newbigin, quatre seulement sont représentés dans les plantes : le premier par la *chlorophylle* ; le troisième par l'*anthocyane* (fleurs et fruits) qui dérive apparemment des tannins ; le quatrième par la *carotine*, lipochrome le plus commun chez les plantes ; enfin le cinquième est représenté, d'après Zopf, chez un Champignon (*Pilobolus*). Un parasite de ce Champignon emprunte à celui-ci non seulement les matières alimentaires, mais un pigment qui leur est associé, de sorte que le parasite et l'hôte ont la même coloration.

Chez les animaux, on trouve des représentants de tous les groupes. Dans les Invertébrés, la variété des couleurs et des pigments est bien plus considérable que dans les Vertébrés. Chez ceux-ci, en effet, on ne trouve, à peu de chose près, que deux sortes de pigments : lipochromes et mélanine, les lipochromes dominant chez les Poissons, les Batraciens, les Lézards et les Oiseaux, la mélanine surtout répandue chez les Serpents et les Mammifères.

Le dimorphisme sexuel dans la coloration est très fréquent parmi les Insectes et les Vertébrés. Il se manifeste par un vif éclat des couleurs du mâle, la femelle ayant des teintes bien plus ternes. C'est surtout chez les Papillons et les Oiseaux qu'on le rencontre le plus souvent.

Les couleurs structurales sont aussi très développées chez les animaux, tant parmi les Invertébrés que parmi les Vertébrés.

Origine des pigments. — Ce que l'on sait de plus sûr touchant l'origine des pigments, c'est qu'elle est éminemment variable. On connaît les conditions et le lieu de formation de la chlorophylle et de l'hémoglobine ; la marennine provient du sol sur lequel reposent les Huîtres vertes (Carazzi) ; les pigments des coquilles de Mollusques dérivent de sécrétions palléales dont on peut préciser la place ;

dans quelques cas, les grains colorés proviennent originairement de cellules excrétrices authentiques, colorables par les injections physiologiques, qui déversent leurs produits dans le cœlome, où ils sont capturés par les phagocytes et partiellement transportés dans la peau, contribuant ainsi à sa coloration ; c'est le cas des pigments noirâtres des Capitellides (Eisig), des Hirudinées (Graf), du Tubifex (Cuénot), enfin les acides urique et lépidotique, qui colorent en blanc et jaune les ailes des Piérides, proviennent très probablement de l'histolyse des tissus au moment de la nymphose ; au lieu d'être totalement expulsés au dehors, ces produits passent dans les écailles des ailes et y restent à demeure (Hopkins). Mais on manque encore de renseignements précis sur l'origine des pigments noirs (mélanine) et surtout de la catégorie si nombreuse des lipochromes.

[On dit souvent, d'une façon trop superficielle, que les pigments doivent être considérés comme des produits d'excrétion, emmagasinés dans les téguments, sans réfléchir que le seul criterium d'un produit d'excrétion, c'est qu'il ne joue absolument plus aucun rôle dans l'organisme, qu'il ne fait que gêner et encombrer, s'il n'est pas expulsé au dehors. Or, on n'est pas encore en état d'affirmer que les couleurs n'ont pas de rôle ; il n'est pas prouvé que la peau noire du nègre, les régions argentées par la guanine chez les Poissons, voire même le blanc des ailes de Piérides, n'ont aucune valeur physiologique comme moyen de reconnaissance, moyen de défense, couleur sexuelle attractive, etc. ; ce n'est que lorsqu'on aura démontré que tels et tels pigments sont bien des résidus *inutilisés* du chimisme général, qu'on pourra dire que ce sont des produits d'excrétion, analogues à ceux qu'éliminent les organes excréteurs normaux qui s'accumulent dans la peau faute d'un émonctoire adequat. *A priori*, il serait bien étonnant que les lipochromes, si largement répandus dans le règne animal, que les matières colorantes des fleurs et des fruits, soient des corps inutiles, sans aucun rôle biologique.]

Théories sur l'origine des couleurs. — Les théories sur ce sujet peuvent se répartir en deux groupes : les unes, supposant que les couleurs ont des rôles utiles, attribuent leur développement à l'action de la sélection naturelle (Darwin, Wallace, Poulton) ; les autres nient l'influence de celle-ci et attribuent plus ou moins clairement la naissance des pigments à l'influence de facteurs externes sur l'organisme (Cunningham, Eimer, Simroth).

1° Il est bien connu que les couleurs de beaucoup d'animaux ressemblent à celles de leur milieu habituel (homochromie) : si l'on admet que ce phénomène puisse être de quelque utilité pour les rendre moins apparents aux yeux de leurs ennemis, on peut concevoir que ces espèces homochromes ont pu se constituer par sélection graduelle des individus qui, partant d'une forme non homochrome ont acquis, par variation, des couleurs se rapprochant de plus en plus de celle de leur substratum. On peut faire un raisonnement analogue pour les couleurs prémonitrices, le mimétisme, les couleurs de reconnaissance, voire même les couleurs sexuelles (sélection sexuelle). Pour tous les auteurs darwiniens, la couleur est un résultat nécessaire du fonctionnement des tissus, c'est-à-dire n'a au début aucune signification, mais par suite de la sélection continue des individus colorés de la façon la plus utile, elle finit par acquérir une valeur prémonitrice, défensive, attractive, etc.

Wallace accepte cette solution du problème, sauf en ce qui concerne les colorations sexuelles ; il ne croit pas que les femelles, en choisissant constamment les plus beaux mâles, aient eu une influence constructive sur le développement des caractères sexuels secondaires de la coloration ; pour lui, les couleurs plus brillantes des mâles sont en rapport avec leur chimisme plus compliqué, et n'ont point de rôle particulier, vue qui est maintenant celle de la majorité des biologistes.

Mais il faut aller plus loin que Wallace ; il n'est pas prouvé du tout que le mimétisme et les couleurs prémonitrices aient une valeur défensive ; il ne serait pas superflu de démontrer expérimentalement que l'homochromie est un moyen de défense, et que les couleurs dites de reconnaissance servent bien comme telles. Que reste-t-il alors de l'utilité supposée des couleurs? On voit combien il est douteux que la sélection naturelle ait pu intervenir activement pour les développer et déterminer leur arrangement.

2° Mais s'il est facile — et probablement juste — de nier l'action de la sélection naturelle, il n'est pas commode de trouver un autre facteur à lui substituer ; presque tous les auteurs en viennent à accepter l'hérédité des caractères acquis, cette autre hypothèse fort peu probable. Pour Eimer, les couleurs résultent de l'action de *stimuli* externes sur l'organisme ; elles se développent suivant un certain nombre de directions de développement, les étapes se succédant dans un ordre plus ou moins régulier. Simroth pense aussi que la couleur résulte de l'action de la lumière sur le cytoplasme, mais il croit qu'il existe une relation entre la longueur d'onde des rayons qui frappent l'organisme et la complication du pigment fabriqué (? ?), que les pigments dérivent les uns des autres, ceux appartenant à la portion la moins réfrangible du spectre apparaissant phylogénétiquement les premiers (?). Enfin Cunningham, pour les pigments des Pleuronectes en particulier, attribue leur production à l'action de la lumière ; le fait est que si l'on éclaire par-dessous la face inférieure, incolore, d'un Poisson plat, celle-ci se pigmente, de même qu'un Protée exposé à la lumière diffuse. Cela est incontestable dans les cas précités, mais ce fait ne nous révèle rien sur l'origine des pigments qui n'ont pas de rapport avec la lumière (mélanine, lipochromes), non plus que sur leur rôle possible.

En résumé, il ne reste à peu près rien des interprétations théoriques sur la signification des couleurs ; leur rôle, si elles en ont un, est le plus souvent ignoré. Nos idées sur leur origine ontogénique, leur évolution durant la vie d'un organisme, sont très incomplètes ; et nous ne savons pas grand'chose sur la composition chimique des pigments. Nous ne saurions mieux terminer cette analyse que par cette réflexion de miss Newbigin, que l'acquisition de faits expérimentaux nouveaux est indispensable pour permettre d'asseoir une théorie des couleurs.

[Nous signalerons quelques oublis, peut-être excusables, vu la masse de documents à consulter : les recherches de Heim sur le transport des lipochromes chez les Echinodermes, Crustacés et Insectes, ont montré que ces substances émigrent des téguments dans le vitellus des œufs, au moment de la ponte ; les travaux de Kunckel sur les changements de coloration du Criquet pèlerin (1892), de R. Blanchard sur la carotine des *Diaptomus* (1890), de Courchet sur les chro-

moleucites (1888), d'Arnaud sur la carotine (1886), de Merejkowsky sur la tétronérythrine (1881), la thèse de Carnot sur le mécanisme de la pigmentation (1896), mon travail sur le rôle photochimique des couleurs des Carabes et des œufs de *Rana* (1897), et quelques autres, ne sont pas cités dans le livre de miss Newbigin.]

R. FLORENTIN.

V

COMPTE RENDU BIBLIOGRAPHIQUE.

P. ET FR. SARASIN. — *Les Mollusques d'eau douce de Célèbes*, 1 vol. in-4° de 104 pages et 13 planches.

L'éditeur Kreidel, de Wiesbaden, publie un livre intitulé : *Materialien zur Naturgeschichte des Insel Celebes.* Le premier volume : *Die Susswasser-Mollusken von Celebes*, des docteurs Paul et Fritz Sarasin, nous a été envoyé.

C'est un ouvrage in-4° très soigné, accompagné de treize planches fort bien exécutées en phototypie sans doute ou en héliogravure, et qui donnent une très bonne idée des caractères des coquilles.

Les descriptions et les références littéraires sont, comme l'ouvrage tout entier, fort au courant de la science.

On y relève deux genres nouveaux : le genre *Miratesta* dont l'espèce *M. Celebensis* présente trois variétés, et le genre *Protancylus* qui a fourni deux espèces, le *P. adhærens* et le *P. pileolus.*

Dans l'un et l'autre de ces genres, MM. Sarasin ont retrouvé l'organe décrit d'abord chez les Lymnées et les Planorbes, puis chez les Ancyles, et que les Allemands comme les auteurs nomment *Lacaze'sche organe*, c'est l'osphradium pour les malacologistes.

W. TENICHEFF. — *L'Activité de l'homme*, 1 vol. in-8° de 262 pages. E. Cornély, éditeur, Paris, 1898 (Prix, broché : 5 fr.).

C'est une suite au livre l'*Activité des animaux*, du même auteur (Masson, éditeur, Paris, 1890), dans lequel Ténicheff s'était efforcé de déterminer les conditions essentielles nécessaires à la vie des animaux et la manière dont ils les remplissent, soit en tant qu'individus isolés, soit dans leurs rapports les uns avec les autres. Le problème est infiniment plus complexe en ce qui concerne l'*activité de l'homme* sous toutes ses formes, et l'auteur n'a pas la prétention d'avoir épuisé le sujet. Il s'est attaché surtout à expliquer comment les actes et la conduite de l'homme dans des circonstances données dépendent directement des besoins de sa vie, de ses relations avec le monde extérieur et de sa situation sociale. A cet effet, il a établi une classification des connaissances nécessaires pour apprécier sainement la vie de telle ou telle peuplade, de telle ou telle classe d'une nation, et, comme exemple, il termine son livre par une application de ces considérations générales à l'existence, si différente de la nôtre, des tribus d'Esquimaux.

E. GREEN. — *The Coccidæ of Ceylon*, gr. in-8°. 1re partie, p. I-XI, 1-103, 33 pl., 1896 ; 2e partie, p. XIII-XLI, 105-168, 30 pl. Dulau and C°, édit., Londres, 1899.

Cet ouvrage est une monographie générale des Coccidés qui habitent l'île de Ceylan. L'auteur se propose de décrire complètement toutes les espèces avec leurs mœurs et de permettre ainsi aux agriculteurs de lutter efficacement contre leurs

ravages. Tandis que l'auteur le plus récent, Kirby, en 1891, n'en mentionne pour toute l'île que sept espèces, Green en a signalé déjà soixante-douze dans un catalogue provisoire, et ce nombre sera presque doublé dans l'ouvrage en voie de publication. Les deux premières parties, les seules parues encore, sont consacrées aux genres *Conchaspis*, *Aspidiotus*, *Aonidia*, *Mytilaspis*, *Diaspis*, *Fiorinia*, *Chionaspis* et *Parlatoria*, comprenant soixante espèces. Les nombreuses planches coloriées avec soin qui accompagnent l'ouvrage montrent entre autres chaque espèce en grandeur et en physionomie naturelle sur le végétal auquel elle s'attaque, de sorte que les recherches sont d'emblée circonscrites et la détermination rigoureuse est grandement facilitée par l'ordre uniforme dans lequel tous les caractères sont passés en revue.

A la seconde livraison est annexé un chapitre important sur les mesures préventives et curatives à employer contre les dégâts commis par ces Insectes ; l'auteur y a réuni, avec les résultats de son expérience personnelle, toutes les méthodes qui ont été préconisées par les entomologistes dans les différentes parties du monde, et spécialement en Amérique, où l'entomologie est depuis longtemps entrée dans la voie des applications pratiques. Il recommande surtout comme insecticide d'une efficacité certaine et d'une innocuité reconnue pour les plantes en traitement, quand on agit avec la prudence et les précautions nécessaires, l'acide cyanhydrique gazeux produit par l'action de l'acide sulfurique sur le cyanure de potassium en présence de l'eau. Quoique écrite surtout au point de vue de la lutte contre les Coccidés, cette partie de l'ouvrage sera consultée avec fruit et fournira dans bien des cas des explications utiles contre les autres espèces d'Insectes nuisibles répandues partout.

VI

INDEX DES TRAVAUX DE ZOOLOGIE PUBLIÉS DANS LES PRINCIPAUX RECUEILS PÉRIODIQUES EN 1899.

Arch. f. mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte, t. LIII, Hft. 4.

RUZICKA (Vl.). — Untersuchungen über die feinere Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze, p. 485-510, pl. XXIII.
HERXHEIMER (K.). — Ueber die Structur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle, p. 510-546, pl. XXIV.
SOBOTTA (J.). — Noch einmal zur Frage der Bildung des *Corpus luteum*, p. 546-558.
ESCHWEILER (R.). — Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der topographie des Mittelohres verschiedener Saügethiere, p. 558-622, pl. XXV-XXVIII, 4 figures dans le texte.
ASCOLI (M.). — Ueber die Blutbildung bei der Pricke, p. 623-631, pl. XXIX.
TERTERJANZ (M.). — Die obere *Trigeminus* Wurzel, p. 632-659, pl. XXX.

Arch. f. mikr. Anat., t. LIV, Hft. 1.

STICKER (A.). — Zur Histologie der Milchdrüse, p. 1-23, pl. I-II.
ENGEL (C. S.). — Die Blutkorperchen des Schweins in der ersten Hälfte des embryonalen Lebens, p. 24-59, pl. III.
HEIDENHAIN (M.). — Ueber eine eigenthümliche Art protoplasmatischer Knospung an Epithelzellen und ihre Beziehung zum Microcentrum, p. 59-67, pl. IV.
RAWITZ (B.). — Ueber den Bau der Cetaceenhaut, p. 68-84, pl. V.
FUCHS-WOLFRING (Sophie). — Nachträgliche Bemerkungen zu meiner Abhandlung : « Ueber den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes, etc. », p. 84-87.

FRIEDMANN (Fr.). — Ueber die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln, p. 88-95, pl. VI.
HOYER (H.). — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors *Colpidium colpoda*, St., p. 95-134, pl. VII, 2 figures dans le texte.

Arch. f. mikr. Anat., t. LIV, Hft. 2.

MÖNCKEBERG (G.) u. BETHE (Al.). — Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbelthiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung der Verhaltens der Primitiv-fibrillen, p. 135-183, pl. VIII-IX.
HEIDENHAIN (M.). — Ueber die Struktur der Darmepithelzellen, p. 184-224, pl. X-XI.
ABRAHAM. — Die Durchscheidung des *Nervus mandibularis*, p. 224-253, pl. XII, 8 figures dans le texte.
KUPFFER (C.-V.). — Ueber die sogenannten Sternzellen der Säugethierleber, p. 254-288, pl. XIII-XV.
HERXHEIMER (K.). — Nachtrag und Berucksichtigung meiner Arbeit « über die Structur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle », p. 289-290, 2 figures dans le texte.

Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, t. XIII, Hft. 4.

JAMESON (H.-L.). — *Thalassema papillosum* (D. Chiaje), a forgotten Echiuroid Gephyrean, p. 433-439, pl. XIII.
METALNIKOFF (S.-J.). — Das Blut und die Excretions-organe von *Sipunculus nudus*, p. 440-447.
LO BIANCO (S.). — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli Animali del golfo di Napoli, p. 448-573.

Arbeiten aus den zoologischen Instituten der Universität Wien u. d. zool. Stat. Triest, t. XI, Hft. 2.

SCHNEIDER (K.-C.). — Mittheilungen über Siphonophoren. IV. Nesselknöpfe, 52 pages, 4 planches.
WERNER (Fr.). — Phylogenetische Studien über die Homologien und Veränderungen der Kopfschilder bei den Schlangen, 46 pages, 3 planches.
PRZIBRAM (H.). — Die Regeneration bei den Crustaceen, 32 pages, 4 planches.

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, t. XXXIII, N. F. XXVI, Hft. 1.

MAY (W.). — Beitrage zur Systematik und Chorologie der Alcyonaceen, p. 1-180, pl. I-V.

Jen. Zeitsch. f. Naturw., t. XXXIII, N. F. XXVI, Hft. 2.

FRITZ (Fr.). — Ueber die Struktur des *Chiasma nervorum opticorum* bei Amphibien, p. 191-262, pl. VI-XI.
SCHULTZE (L.-S.). — Die Regeneration des Ganglions von *Ciona intestinalis* L., und über das Verhaltniss der Regeneration und knospung zur Keimblatterlehre, p. 263-344, pl. XII-XIII.

Morphologisches Jahrbuch, t. XXVII, Hft. 1.

ROSENBERG (E.). — Ueber eine primitive form der Wirbelsäule des Menschen, p. 1-118, pl. I-V, 3 figures dans le texte.
MAURER (F.). — Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse, p. 119-172, pl. VI-VIII, 4 figures dans le texte.

Morphol. Jahrb., t. XXVII, Hft. 2.

CORNING (H.-R.). — Ueber einige Entwicklungsvorgange am Kopfe der Anuren, p. 173-241, pl. IX-X.
LUNDBORG (H.). — Studien über die Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Mesenchyms bei den niederen Vertebraten, p. 242-262, pl. XI-XII, 6 figures dans le texte.
HOCHSTETTER (F.). — Ueber partielle und totale Scheidewandbildung zwischen Pleurahöhle und Peritonealhöhle bei einigen Sauriern, p. 263-298, pl. XIII, 4 figures dans le texte.
ADOLPHI (H.). — Ueber die Wirbelsaüle und den Brustkorb zweier Hunde, p. 299-308, 1 figure dans le texte.
LUBOSCH (W.). — Ein *M. coraco-antibrachialis* beim Menschen, Beitrag zur Morphologie des *M. biceps brachii*, p. 309-316, 1 figure dans le texte.
BOLK (L.). — Die Homologie der Brust- und Bauchmuskeln, p. 317-321.
SOLGER (B.). — Mauthner'sche Fasern bei *Chimæra*, p. 322-324, 1 figure dans le texte.

Morphol. Jahrb., t. XXVII, Hft. 3.

HOFFMANN (C.-K.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, p. 325-414, pl. XIV-XVIII, 5 figures dans le texte.
BRAUS (H.). — Beitrage zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I Th. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven, p. 415-496, pl. XIX-XXI, 6 figures dans le texte.
SEMON (R.). — Bemerkungen uber die Mammarorgane der Monotremen, p. 497-498.

Archiv für Naturgeschichte, t. LXV, I Bd, Hft. 1.

EHLERS (H.). — Zur Kenntniss der Anatomie und Biologie von *Oxyuris curvula*, Rud., p. 1-27, pl. I-II.
MARTENS (E. von). — Conchologische Miscellen III, p. 28-48, pl. III-VI.
WEISE (J). — Coccinelliden aus Deutsch-Ostafrika, p. 49-70.
DAHL (Fr.). — Die Stellung der Puliciden im System, p. 71-86.
THIELE (J.). — Ueber *Crambe crambe* Schm., p. 87-94, pl. VII.

Paru le 31 *août* 1899.

Les directeurs :
H. DE LACAZE-DUTHIERS et G. PRUVOT.

Les gérants : SCHLEICHER FRÈRES.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS ET G. PRUVOT

Membre de l'Institut. Professeur à l'Université de Grenoble.

3e SÉRIE. T. VII. NOTES ET REVUE. No 2.

VII

CRITIQUE DE LA THÉORIE VÉSICULAIRE DE LA SÉCRÉTION[1],

Par P. VIGNON,

Préparateur à la Faculté des sciences de Paris.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE CETTE THÉORIE. — Il s'agit ici du mode de sécrétion des cellules glandulaires mérocrines, telles que les cellules rénales des Vertébrés, par exemple, ou les cellules intestinales, cellules dont une partie seulement se transforme en produit élaboré et qui sont organisées pour sécréter un grand nombre de fois sans se détruire. Je ne m'occupe pas des cellules caliciformes. Le problème, à la solution duquel je désire apporter quelques éléments nouveaux, consiste à déterminer les modifications réelles que subit la cellule, tant lorsqu'elle élabore le suc à sécréter que lorsqu'elle l'excrète dans le canal de l'organe.

S'il faut en croire un très grand nombre de savants, ce problème est tout résolu, depuis les mémoires considérables et fréquents consacrés à cette étude. Parmi ces mémoires, j'ai eu récemment l'occasion d'analyser ceux qui ont trait à la sécrétion rénale[2]. Même pour

[1] Travail effectué dans le laboratoire de M. le professeur Delage à la Sorbonne et complété à Roscoff, dans celui de M. le professeur de Lacaze-Duthiers.

[2] *Les Canalicules urinaires chez les Vertébrés* (*Année biologique*, t. III, p. 277-304, 18 fig.). Je renvoie à cette revue pour celles des indications bibliographiques qui ne seront pas rapportées ici.

montrer de suite combien les solutions apportées paraissaient générales, j'ai indiqué leurs analogies étroites avec celles que nous donne **Van Gehuchten** (**90-93**), dans plusieurs travaux consacrés à la sécrétion intestinale, chez des types très divers. Nous pourrions joindre à cette série, parmi beaucoup d'autres, le mémoire de **Zimmermann K. W.** (**98**)[1], dont l'auteur figure la sécrétion mérocrine de diverses glandes (glandes lacrymales, utérus mâle...) d'une façon très conforme à celle de **Van Gehuchten.** Mais il est inutile, pour la parfaite compréhension de cette note, d'étendre beaucoup l'historique ; car, depuis quelques années déjà, les auteurs semblent juger que la question est vidée, et se bornent, pour la plupart, à confirmer les vues de leurs devanciers. Comparez notamment **Cuénot, L.** (**95**)[2], **Pantel** (**98**)[3]. Chez ce dernier cependant, nous signalerons tout à l'heure une notable atténuation de la théorie. C'est donc sur un problème en apparence résolu que je reviens.

On nous dit que la cellule mérocrine, dans le cours de sa vie fonctionnelle, traverse plusieurs stades : les uns de repos, d'autres de préparation, pendant lesquels elle se gonfle en accumulant dans son sein la sécrétion qui mûrit, les derniers enfin pendant lesquels elle expulse son produit, généralement avec une violence telle qu'elle est elle-même plus ou moins détériorée. Si son noyau est expulsé dans cette suprême manifestation de son activité, elle n'a plus qu'à mourir. Sinon, « et quand elle en a le temps », elle reconstitue les parties lésées, qui, paraît-il, n'étaient pas très adaptées à la fonction de la cellule. La sécrétion mérocrine devient, de la sorte, quelque chose de passablement brutal, et, en tout cas, de très évident à la plus rapide inspection. Un de ces auteurs, **Van Gehuchten**, a de même décrit des cellules absorbantes prises en flagrant délit d'absorption, et cette nouvelle description me paraît aussi artificielle que la première, comme je l'expliquerai dans une prochaine note.

Je ne connais que deux mémoires dont les auteurs s'inscrivent en faux contre cette théorie, celui d'**Hortolès** (**84**) (seulement dans une page incidente) et celui de **Sauer** (**95**), qui est consacré presque en entier à sa réfutation, mais reste limité au rein des Vertébrés. Je dois

[1] Zimmermann K. W., *Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien* (*Arch. mikr. Anat.*, t. LII, p. 552-698, 3 pl.).

[2] Cuénot, L., *Études physiologiques sur les Orthoptères* (*Archives biologiques*, t. XIV, p. 293-333, 2 pl.).

[3] Pantel, *la Larve de Thrixion* (*Cellule*, t. XV, p. 7-250, 6 pl.).

citer ici **Hermann** (**95**), qui, dans sa Revue des *Archives de Merkel et Bonnet*, approuve **Sauer** sans restriction[1].

J'ai analysé ces deux mémoires dans l'*Année biologique* ; mais ils ne suffisent pas à trancher le litige. **Hortolès**, en effet, ne connaissait que les fixations de **Cornil** (**79**), relatives au rein des Vertébrés (fig. 1, A), et l'on verra que la chose est beaucoup plus complexe. **Sauer**, lui, a fait excellemment la critique des agents fixateurs ; mais il n'atteint pas les observations de **Van Gehuchten** sur les tissus frais, observations qui sont précisément le nœud de la question.

Caractères particuliers des diverses descriptions. — En groupant tous ces mémoires, on peut constituer ce que j'appelle la *théorie vésiculaire,* pour abréger. Mais on s'aperçoit vite qu'elle se subdivise en plusieurs sous-théories (fig. 1, A, B, C, D) dont les auteurs ne sont nullement d'accord. Ils se divisent, en effet, en deux catégories : dans la première, ceux qui ont décrit, pour le stade de *repos*, un aspect que la cellule ne revêt jamais, pour la simple raison que sa constitution est différente (fig. 1, A, B, C). Dans la seconde, ceux qui ne se trompent que pour les stades appelés par eux *stades d'activité* (fig. 1, D). En face de ces différentes descriptions, je présente en E la cellule normale complète, pourvue de sa bordure en brosse ou plateau strié, qui peut manquer, ciliée ou non. Suivant les organes, je vois cette cellule, soit toujours pareille à elle-même, du moins à ce qu'on peut observer, soit, dans ses phases d'activité, bourrée d'inclusions alignées, qui peuvent tout aussi bien être d'absorption que de sécrétion. En d'autres termes, pour moi, après **Hortolès** et **Sauer**, la cellule active ne diffère par rien d'évident de la cellule au repos. Je pense que la sécrétion mérocrine se fait, le plus souvent, par osmose tranquille, tout comme l'absorption. Là, comme dans beaucoup de questions, il faudrait, pour être entièrement fixé, pénétrer dans le chimisme intime de la cellule. Peut-être alors, dans les organes peu différenciés, constaterions-nous ainsi un double courant d'entrée et de sortie.

Voici quelques types de *sécrétion vésiculaire:*

1° **Cornil** (**79**) pense nous représenter, dans la figure 1, A, un épi-

[1] **R. Heidenhain** (74) critiquait déjà les aspects décrits par **Muron** (71). Mais à cette date, il connaissait la fine structure de la cellule rénale, moins encore qu'**Hortolès** en 1881. C'est sous son inspiration que fut fait le travail de **Sauer**. Quant à **M. Heidenhain** (99) (*Ueber eine eigenthümliche Art protoplasmatischer Knospungan Epithelzellen...*, *Arch. Mikr. Anat.*, LV, 59-67, une pl.), sans exprimer d'avis formel, il ne montre aucun enthousiasme pour la théorie vésiculaire.

thélium de rein de Vertébré en parfaite santé. Ce n'est qu'un exemple de fixation tout à fait infidèle, dû sans doute à l'emploi trop prolongé de l'acide osmique pur. **Hortolès** a vu sous le microscope les épithéliums traités de la sorte se vacuoliser et se dissoudre.

2° **Marchal** (**92**) nous donne la figure B, pour les canalicules du rein des Crustacés [1]. Ce qui, pour constituer la paroi cellulaire, est vraiment une *bordure en brosse* [2] (D_1, E), est présenté comme une couche de vésicules de sécrétion étroitement pressées, qui, chacune, sortiraient par la base d'un des prismes allongés, en lesquels l'auteur croit pouvoir diviser la cellule. Si la sécrétion devient plus active, on a tout naturellement l'aspect B_2. Pour **Trambusti** (**98**) (rein des Vertébrés), il n'y a pas non plus de bordure en brosse, sauf,

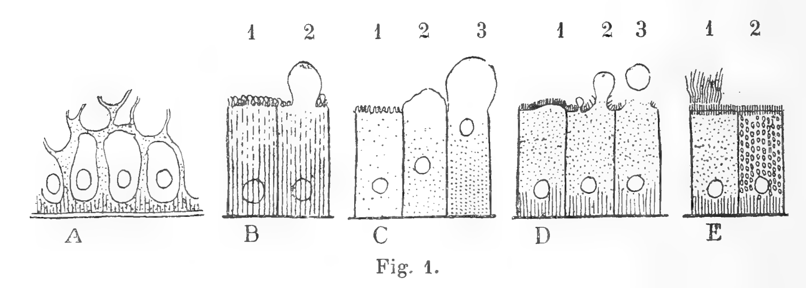


Fig. 1.

A, B, C, D, divers aspects de cellules glandulaires mérocrines, d'après les auteurs. E, cellules épithéliales de l'intestin moyen dans la larve de *Chironomus plumosus*, d'après mes observations sur les tissus intacts.

à la base des vésicules, un *ourlet strié*, dans lequel nous devons, je pense, reconnaître la partie intra-cytoplasmique de la brosse. En outre, par une distinction bien artificielle, les grandes vésicules de B_2 sont données comme dues aux réactifs. Certainement, si les minuscules gouttelettes représentées en B_1 étaient physiologiques, il en serait de même, lors d'une sécrétion plus active, des grosses vésicules de la figure B_2. Personnellement, j'ai étudié au microscope, sur le frais, le rein du *Carcinus mænas*, et j'ai reconnu, comme brosse tout à fait normale, les soi-disant vésicules. Mais quand **Marchal** a fait

[1] C'est une erreur cytologique qui s'est glissée dans son beau travail sur les *Crustacés décapodes* (*Archives de zoologie expérimentale et générale* (2), t. X, p. 57-266, 9 pl., voir sa page 228).

[2] La dénomination que j'emploie ici pour désigner le plateau strié a été proposée, je crois, par **Tornier** (86) pour les cellules du rein des Vertébrés. Elle paraît très justifiée, en général. Dans une prochaine note, je ferai connaître mes observations sur cette formation qui ont porté sur la larve de *Chironome*.

son travail, la brosse était encore peu connue et, par suite, difficile à définir comme telle, partout où elle existe.

3° **Disse** (**92**) nous représente en C le rein des Vertébrés. Il faut remarquer que le stade C_2, par accolement des parois opposées du canalicule, également tuméfiées, nous donnerait sur les coupes quelque chose de tout à fait analogue aux dessins de **Cornil.** Seulement les fixations sont meilleures, d'où le stade C_1, décrit comme stade de repos. (**Van der Stricht** [**91**] se place très près de **Disse**.) Il suffit de constater sur un épithélium vivant, soit rénal, soit intestinal, que le noyau ne monte pas dans des vacuoles. Quant à la paroi cellulaire, elle ne peut se déplisser sous la pression intérieure, car la brosse ne résulte pas plus de l'alignement de digitations cuticulaires que de celui de vésicules.

4° De nombreux auteurs connaissent bien la brosse, mais croient que, sous la pression intérieure, les poils s'écartent pour laisser passer d'abord de très petites vésicules [1], puis des grosses qui refoulent la paroi, la disloquent et laissent le protoplasma à moitié arraché. On comprend alors le nom de *boules sarcodiques* qu'on n'hésite pas à donner à ces productions. Une sécrétion pareille serait pour sûr albuminurique, comme celle que **Nicolas** (**91**) attribue au rein embryonnaire normal, en pensant tout naturellement à la néphrite aiguë, ou à tout autre inflammation [2].

Pour expliquer les aspects reproduits comme normaux par **Nicolas** (**91**), **Altmann** (**94** ou autres mémoires) et **Van Gehuchten** (**90-93**), **Sauer** critique leurs fixations. Je ne le suivrai pas ici dans cette voie, en ayant suffisamment rendu compte ailleurs. J'ai été, du reste, moins heureux que lui : même en m'adressant à des reins filiformes de jeunes *Syngnathes* ou de larves de *Salamandre*, je n'ai pas encore eu de coupes qui ne me montrassent au moins quelques boules sarcodiques. Pour les larves de *Chironome* (fig. 2), certaines régions s'obtiennent, il est vrai, correctement fixées, et ce n'est pas sans intérêt, puisqu'il s'agit des trois régions du ventricule chylifique, dont la seconde et la troisième sont, avec de mauvais agents, de vraies mines de vésicules. Mais, sur coupes, le proventricule me donne toujours les aspects de **Van Gehuchten.**

[1] Ce sont les seules qu'admette **Pantel** (**98**), et c'est pourquoi j'ai dit que pour lui la théorie était considérablement atténuée.

[2] Voir **Cornil** (**79**) et sa figure de rein néphritique que j'ai reproduite dans l'*Année biologique*.

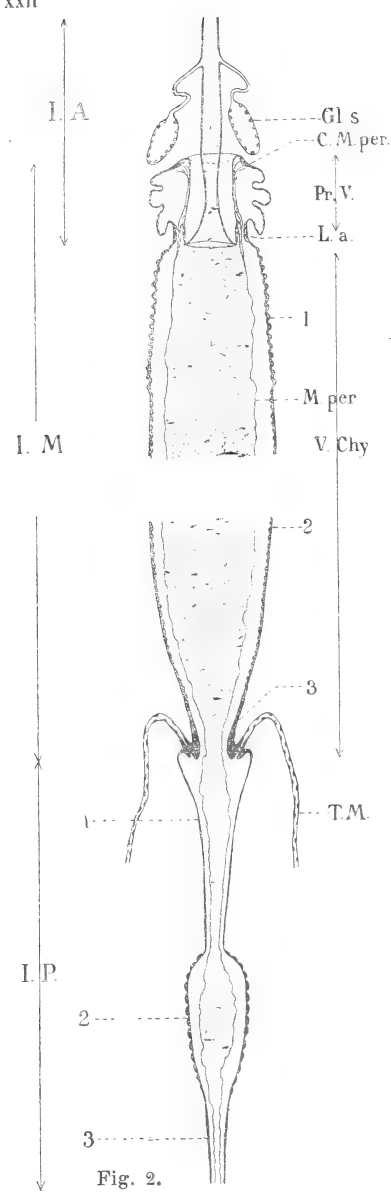


Fig. 2.

Schéma du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus* × 20.

I.A., *I.M.*, *I.P.*, intestin antérieur, moyen et postérieur; *Gl.s.*, glandes salivaires; *Pr.V.*, proventricule avec les cellules mères de la membrane péritrophique; *C.M.pér.*, et le laminoir *La;* *V.Chy.*, ventricule chylifique avec ses trois sections; *T.M.*, tubes de Malpighi; *M.pér.*, membrane péritrophique bourrée d'aliments.

Les observations sur les tissus frais. — Ce sont celles qui doivent apporter la véritable solution ; mais à condition qu'on soit certain d'étudier un tissu bien intact. Si j'explore à l'immersion, sans avoir besoin de le dilacérer, un rein de jeune *Syngnathe*, je vois des épithéliums assez clairs, ce qui est si rare pour le rein. Je peux suivre plusieurs canalicules et les trouver libres de vésicules. Bientôt celles-ci apparaissent et deviennent nombreuses, par le fait de la compression et de la mort du tissu. C'est l'observation d'**Hortolès**. S'il est possible d'objecter que les canalicules observés se trouvaient au repos, comment expliquerait-on, pour les altérations survenues par la suite, qu'elles fussent si pareilles à ce qu'on a décrit comme normal ? J'accorderai en tout cas que, dans un rein comprimé, il se trouvera presque toujours des régions avec vésicules, et cela infailliblement s'il a fallu le dilacérer. Plus typique peut-être sera l'observation d'un intestin cilié de Mollusque (*Aplysie*, *Doris*, etc.). J'obtiens facilement des sections intactes, mais bientôt les vésicules se pressent entre les cils qui ne battent plus que par groupes gênés, de plus en plus englués et accolés par leurs pointes. Ce sont toujours

les dessins de **Van Gehuchten**, mais appliqués à des cellules ciliées, de sorte que le caractère traumatique de ces phénomènes est plus évident encore. La plupart de ces vésicules restent adhérentes à la paroi jusqu'à la fin de l'observation, ce qui ne correspond guère à l'idée qu'on peut se faire d'une sécrétion.

Voici, je crois, maintenant, une expérience qui ne peut laisser aucun doute [1]. De jeunes larves de *Chironomes* (de 6-8 millimètres) sont tout à fait transparentes. Au compresseur modérément appliqué, l'intestin peut s'étudier en entier à l'immersion. Les caractères cytologiques de ce proventricule, si rebelle à la fixation, sont spécialement évidents ; les cellules mères de la membrane péritrophique sont très nettes avec leur bordure en brosse (fig. 2, C, M, Per.). On ne voit pas, dans tout le tube digestif, la moindre vésicule de sécrétion, et cependant le sac alimentaire est rempli. Disséquons une de ces larves que nous avons ainsi explorées et plaçons l'intestin sous un couvre-objet. Le faible poids de celui-ci suffit à comprimer les génératrices supérieure et inférieure du cylindre intestinal entre les deux lames de verre et le sac alimentaire. La valvule cardiaque, rigide, est une cause spéciale de compression pour les tissus du proventricule. Au contraire, les parties latérales ne subissent aucune action mécanique. Eh bien, aussitôt, les zones comprimées paraissent *sécréter* activement, et les zones non comprimées restent *au repos*, c'est-à-dire, en réalité, *intactes*. Même les cellules mères de la membrane péritrophique, dont la fonction est de sécréter une chitine semi-liquide, soit en nappe, soit en filaments, expulsent de grandes vésicules. (J'ai vu d'ailleurs, sur des coupes, de pareilles cellules avec une ou deux boules et, de plus, un filament de chitine issu de la cellule.) Les cæcums proventriculaires se remplissent de boules brillantes qui restent non dissoutes dans leur suc hyalin, et qui seraient fort empêchées de sortir par l'étroit *laminoir* annulaire (fig. 2, La.). Dans la section 1 du ventricule chylifique, pas de vésicules ; ce qui ferait dire à **Van Gehuchten** que cette région est absorbante. En réalité, nous n'en savons rien, quoiqu'elle absorbe, et en apparence elle seule, le bleu de méthylène. Il n'y aurait d'ailleurs rien d'impossible à ce qu'une cellule absorbante fût moins altérable

[1] Dans la note que M. le professeur de Lacaze-Duthiers a bien voulu présenter en mon nom à l'*Institut*, le 26 juin, sur *l'histologie du tube digestif de* Chironomus plumosus (*C. R. Ac. sc.*, Paris, CXXVIII, 1899, 1596-1598), j'ai donné en quelques mots les conclusions de mon travail sur ce point.

qu'une cellule glandulaire. Mais il serait bien étonnant que la longue section 2 du ventricule n'absorbât pas, ce qui ne l'empêche pas de former de grosses vésicules, toujours sessiles. Dans la section 3, de nombreuses, petites. Souvent aussi, des altérations dans les tubes de Malpighi, et, immanquablement, dans les grosses cellules qui précèdent leur embouchure. Dans ce point surtout, la traction exercée sur l'intestin pour l'arracher du corps a dû léser les tissus. Cependant, si nous voulons avoir une idée de la sécrétion normale des tubes de Malpighi, il semble que nous puissions nous en rapporter à l'osmose tranquille d'un liquide coloré, tel que le rouge neutre. Quant aux grosses cellules de l'ampoule rectale, elles sont protégées par leur cuticule chitineuse et, si elles sont parfois vacuolisées chez des larves malades, avec des altérations particulières de leurs trabécules cytoplasmiques, c'est là tout autre chose qu'une sécrétion.

Renouvelons maintenant la même série d'observations sur une larve maintenue à jeun, les résultats seront identiques. J'ai pu constater également l'absence de vésicules sur les cellules d'un animal bien vivant, chez quelques larves de *Corethra* et aussi chez des Oligochètes voisines des *Nais*. Ajoutons que toute adjonction d'un liquide étranger au plasma de la larve de *Chironome*, tel que phosphate de soude, chlorure de sodium, solution de sucre, dans les proportions regardées comme *indifférentes*, altère les cellules au même titre que la compression [1].

Si, maintenant, nous voulons nous expliquer les résultats de **Van Gehuchten**, sectionnons l'intestin en un point quelconque, comme il faudrait bien le faire pour l'étudier, s'il n'était pas transparent. La pression de l'instrument produira infailliblement des vésicules au voisinage de la section. La *Ptychoptera* ayant des tissus opaques, **Van Gehuchten** n'a pu explorer que des sections et a cru, à tort, les avoir obtenues parfaitement intactes.

Je m'explique donc, par une connaissance imparfaite de ce qui est vraiment l'intégrité d'un tissu, les faits sur lesquels a été fondée cette *théorie vésiculaire*, dont les torts principaux sont de méconnaître, lorsqu'elles existent, la délicatesse des différenciations pariétales de la cellule épithéliale, de supposer ensuite des restaurations de cette

[1] L'adjonction de la lymphe de *Chironome* à celle d'une autre larve de Diptère indéterminée, que je trouvais trop pauvre en liquide pour l'observation, a produit sur les épithéliums de cette larve un effet de destruction foudroyant, avec émission d'innombrables vésicules.

paroi que l'examen du tissu frais ne laisse même pas soupçonner, de faire évacuer par une cellule mérocrine une partie de son protoplasma et parfois son noyau, et enfin de faire proclamer « sécrétantes » ou « absorbantes » des cellules dont le vrai rôle n'en reste pas moins inconnu.

Il serait certainement prématuré de généraliser les conclusions de la présente note ; mais si des phénomènes de ce genre devaient être, dans certains organes, décrits néanmoins comme normaux, nous nous croirions en droit de demander que ce ne fût, ni uniquement sur des fixations toujours douteuses, ni sur l'observation d'un tissu dilacéré et comprimé. Les circonstances du phénomène pourraient alors renseigner l'histologiste. On réussirait à colorer spécifiquement le produit de la sécrétion, tant dans le sein du cytoplasme que dans le conduit de la glande, ou l'on assisterait à des régénérations épithéliales, une telle sécrétion devant être plus ou moins considérée comme olocrine[1].

P. Vignon.

VIII

LA FONCTION EXCRÉTRICE DU FOIE DES GASTROPODES PULMONÉS

CRITIQUE D'UN TRAVAIL DE BIEDERMANN ET MORITZ

Par L. Cuénot,
Professeur à l'Université de Nancy.

Biedermann et Moritz viennent de faire paraître[2], sur les fonctions du foie des *Helix*, un mémoire dont les résultats sont très différents de ceux que j'ai publiés en 1892[3] ; je tiens à maintenir le bien fondé de mes observations, qui ont été acceptées dans différents traités classiques.

On sait que le foie des Gastropodes Pulmonés terrestres renferme quatre sortes de cellules très différentes d'aspect et de rôle, dont la

[1] Je pense ici, par exemple, aux observations d'**Henry** (**97**) sur la sécrétion *de l'épididyme des Reptiles* (*Bibl. Anat.*, V, 184-188).

[2] Biedermann et Moritz, *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Ueber die Function des sogenannten « Leber » der Mollusken* (*Arch. f. die ges. Phys.*, Bd. 75, 1899, p. 1).

[3] Cuénot, *Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés* (*Archives de biologie*, t. XII, 1892, p. 683).

terminologie est quelque peu embrouillée : 1° de grandes cellules à granules de phosphate de chaux (*Kalkzellen*) ; 2° des cellules remplies de petits granules jaunes et incolores (*Leberzellen* de Barfurth et Yung, *Körnerzellen* de Frenzel, *Resorptionszellen* de Biedermann et Moritz) ; 3° des cellules renfermant un nombre variable de grandes vacuoles à liquide jaune, dans lesquelles se trouvent des sphères brunes (*Fermentzellen* de Barfurth et Yung, *Keulenzellen* de Frenzel, *Secretzellen* de Biedermann et Moritz); 4° de petites cellules renfermant une concrétion arrondie, incolore ou jaune pâle, que j'ai signalées pour la première fois (*cellules cyanophiles*). J'ai montré, par la méthode des injections physiologiques, que contrairement aux idées de Barfurth, Yung et Frenzel, les cellules vacuolaires de la troisième catégorie et les cellules cyanophiles de la quatrième sont incontestablement des cellules excrétrices, qui absorbent en quantité les couleurs injectées dans le cœlome, exactement comme les cellules à concrétions uriques de la néphridie ; ces produits d'excrétion sont rejetés périodiquement au dehors avec les excréments. Il est donc très probable que ce sont les cellules de la deuxième catégorie qui sécrètent les ferments digestifs, et je leur ai attribué le nom de *cellules hépatiques à ferments*.

Biedermann et Moritz, qui ne connaissent pas du reste mon travail bien antérieur au leur, non plus que d'autres mémoires assez importants, émettent des vues absolument différentes : ce seraient les cellules vacuolaires qui sécréteraient les ferments digestifs (ancienne opinion de Barfurth et Yung), tandis que mes cellules à ferments seraient chargées de l'absorption des produits dialysables de la digestion.

Il n'est pas difficile de montrer expérimentalement que cette manière de voir n'est pas soutenable ; si l'on injecte dans le cœlome une solution aqueuse de fuchsine acide et de dahlia, au bout de quelques heures, ces couleurs sont éliminées à la fois par le rein et le foie : les vacuoles et sphères brunes des cellules vacuolaires deviennent d'un rouge vif, les concrétions des cellules cyanophiles d'un bleu violet intense, tandis que les cellules hépatiques et calciques gardent leur aspect normal. Pour qui connaît la valeur de la méthode des injections physiologiques, cela suffirait pour démontrer la fonction excrétrice des cellules vacuolaires et cyanophiles.

Mais on peut préciser encore la démonstration : l'*Helix* injecté reprend sa vie normale, se remet à manger, et au bout d'une ou

deux semaines (exactement dix-sept jours pour un *Helix pomatia* L. injecté d'indigocarmin et de dahlia, sur lequel je viens de refaire l'expérience), on trouve dans les excréments un cordon volumineux formé entièrement de nodules cyanophiles et de sphères brunes, colorés par les substances qui avaient été jadis injectées dans le cœlome; le liquide renfermé dans l'estomac a, au contraire, sa coloration normale et l'on n'y trouve aucune partie solide. Puisque le contenu des cellules vacuolaires et cyanophiles du foie est rejeté ainsi périodiquement au dehors et ne passe pas dans le liquide stomacal, on est bien obligé de lui reconnaître la valeur de produit d'excrétion; il n'y a pas d'autre interprétation possible.

Je rappellerai d'ailleurs que le foie de beaucoup de Gastropodes ne renferme que des cellules à ferments : c'est le cas de la plupart des Prosobranches (*Murex*, *Buccinum*, *Paludina*), tandis qu'il y a à la fois des cellules à ferments et des cellules excrétrices chez les Gastropodes Pulmonés, chez les Opisthobranches (*Aplysia*, *Doris*, *Eolis*) [Cuénot et Hecht][1], et chez quelques Prosobranches, *Calyptra chinensis* L.[2] et *Cyclostoma elegans* Müll.; chez cette dernière espèce, Garnault[3] a bien décrit les cellules vacuolaires du foie, et les a aussi considérées comme excrétrices, ayant retrouvé leur contenu dans le rectum.

Absorption intestinale. — J'ai montré dans ce même travail de 1892, en précisant une idée un peu vague de Barfurth, que l'absorption des produits dialysables de la digestion avait lieu *entièrement* à travers le foie; en effet, si on mélange à la nourriture des matières colorantes, on constate après quelques jours que la couleur est absorbée par les cellules du foie, qui exercent un choix précis : le tournesol bleu et le carminate d'ammoniaque s'accumulent en petits grains dans le cytoplasme des cellules à ferments, le dahlia dans les cellules cyanophiles, l'indigocarmin et le bleu de méthylène dans les cellules vacuolaires. Je viens encore de vérifier le fait, en nourrissant des *Helix nemoralis* L. et *pomatia* L., avec de la salade mélangée à du saccharate de fer ; au bout de quelques jours, le foie est fixé à l'alcool à 90° et débité en coupes, que l'on traite par les réactifs du

[1] Hecht, *Contribution à l'étude des Nudibranches* (*Mémoires de la Société zoologique de France*, t. VIII, 1895, p. 539).

[2] Cuénot, *l'Excrétion chez les Mollusques* (*Archives de biologie*, t. XVI, 1899, p. 49).

[3] Garnault, *Recherches anatomiques et histologiques sur le* Cyclostoma elegans (thèse de Paris, 1887).

bleu de Prusse (ferrocyanure de potassium et acide chlorhydrique très étendus) : les granules des cellules à ferments et des cellules calciques sont nettement teintés en bleu, ce qui indique l'absorption du sel de fer par ces deux sortes de cellules; l'intestin ne montre pas trace de coloration.

Biedermann et Moritz, en montrant que le carmin mélangé à la nourriture est absorbé par les cellules à ferments (leurs *Resorptionszellen*), ne font que confirmer ce que j'ai annoncé en 1892 ; le seul fait réellement neuf à leur actif est d'avoir constaté l'absorption de la graisse (dont je ne m'étais pas occupé) par les cellules à ferments et peut-être les cellules calciques. Le nom de *Resorptionszellen* ne peut être maintenu, car toutes les cellules du foie sont sans doute capables de se laisser traverser par les produits dialysables de la digestion, mais avec une certaine élection, comme le montrent les expériences citées plus haut.

Fonction d'arrêt du foie. — Comme beaucoup d'organes absorbants, le foie des Pulmonés possède une *fonction d'arrêt* ; ses cellules absorbent bien les matières colorantes mélangées à la nourriture, mais il n'en passe pas une trace dans le cœlome ; la paroi basale des cellules oppose donc une barrière infranchissable au passage des produits inutiles ou nuisibles, qui sont cependant entrés dans le cytoplasme, à travers la paroi libre. Dastre[1] a montré récemment que la chlorophylle des aliments végétaux se comporte exactement comme les matières colorantes que j'ai employées dans mes expériences : la chlorophylle est bien absorbée, mais elle reste fixée dans le foie, où on la retrouve même après le long jeûne de l'hibernation ; on sait du reste que pendant cette période, le processus d'élimination est tout à fait arrêté, et que les cellules excrétrices du foie et du rein gardent telles quelles les matières colorantes qu'elles ont absorbées au début de l'hibernation (Cuénot, voir page 699).

[1] Dastre, *la Chlorophylle du foie chez les Mollusques* (*Journal de physiologie et de pathologie générale*, t. I, 1899, p. 111).

IX

UN NOUVEAU FERMENT SOLUBLE : L'*OVULASE*[1],

Par J.-B. Piéri.

Préparation de l'ovulase. — L'ovulase a été obtenue en agitant les spermatozoïdes d'Échinodermes frais et en bonne santé (*Strongylocentrotus lividus* et *Echinus esculentus*), pendant un quart d'heure dans un flacon de verre :

1° Soit dans l'eau de mer (A);

2° Soit dans l'eau distillée (B).

Le liquide a été filtré ; le filtre, en papier, a laissé passer des spermatozoïdes, mais ceux-ci étaient sans queue, immobiles, c'est-à-dire morts, autant qu'on a pu le constater au microscope.

Expériences. — Ce liquide, l'*ovulase*, a été employé, immédiatement, quatre et même dix heures après sa préparation. La température du laboratoire était 19 degrés.

I. — L'ovulase a été mise en contact, sur des lamelles creuses de verre, avec des ovules[2] frais et bien lavés à l'eau de mer, et la segmentation, produite lentement, a été observée jusqu'au stade morula, même avec l'ovulase vieille de dix heures.

Au microscope on a constaté : 1° aucune pénétration de spermatozoïdes ; 2° la disparition de la vésicule germinative ; 3° la segmentation jusqu'au stade morula ; 4° quelques ovules, non segmentés, avaient la vésicule et le vitellus légèrement granuleux, mais ni stries en rayons ni membrane vitelline à double contour comme celles que l'on remarque chez les ovules non fécondés ; 5° l'ovulase (B) a agi plus lentement que l'ovulase (A) et a donné quelques segmentations seulement.

II. — Les ovules placés et observés dans les mêmes conditions :

1° Dans l'eau de mer pure, n'ont rien donné ;

2° Dans l'eau distillée, sont devenus clairs, puis ont éclaté.

Conclusion. — L'ovulase, retirée des spermatozoïdes par simple agitation, est un ferment soluble qui a la propriété de déterminer la segmentation des ovules.

[1] Ces recherches ont été faites au laboratoire maritime de Roscoff, août 1897.

[2] *Ovule* me semble mieux approprié que le terme *œuf* qui implique l'idée de fécondation. Des ovules ont été pris dans les ovaires en pleine maturité.

Objections. — 1° Tous les spermatozoïdes, sauf dans l'eau distillée, n'ont pas été tués par l'agitation prolongée. L'ovulase devra s'obtenir par centrifugation et par filtration à travers un filtre en porcelaine; 2° quelques ovules venaient d'être fécondés dans le bocal, malgré les précautions prises ?

Mais, si la conclusion précédente se confirme, elle sera féconde en conséquences biologiques et philosophiques.

X

COMPTE RENDU BIBLIOGRAPHIQUE.

OTTO JAECKEL. — *Stammesgeschichte der Pelmatozoen.* 1 Bd. *Thecoidea und Cystoidea.* Un vol. in-4° de 442 pages avec 18 planches et 88 figures dans le texte. J. Spreinger, éditeur, Berlin, 1899. (Prix : 40 marks.)

C'est le premier volume d'un ouvrage dédié à la mémoire de Johannes Muller, le fondateur *der Echinodermen-Forschung*, et qui sera considérable si l'on en juge par la première partie.

Après une très courte introduction, l'auteur entre immédiatement dans son sujet par la description des *Thecoidea* qui n'occupent qu'une quarantaine de pages. Il décrit successivement la forme générale du corps, le squelette, les ambulacres, les plaques somatiques, les plaques sous-ambulacraires, l'appareil hydrophore, les appareils digestif, musculaire, nerveux, génital, les conditions d'existence et la distribution géographique, l'ontogénie, la phylogénie et enfin la systématique dans laquelle il admet deux familles, les *Thecocystidæ* et les *Agelocrinidæ.*

Les *Cystoidea* occupent la plus grande partie du volume, 400 pages environ. C'est pour leur étude le même plan et la même méthode, de l'introduction à la description des espèces, que pour les *Thecoidea* qui précèdent. Ce groupe important est partagé en deux ordres, les *Dichoporitæ* et les *Diploporitæ.* Chacun de ces ordres renferme un trop grand nombre de familles pour qu'on puisse les citer. L'auteur donne les caractères de quatorze familles et décrit un nombre considérable de genres et d'espèces.

L'ouvrage du Dr O. Jaeckel se termine par une revue des travaux publiés sur ce sujet et une table alphabétique des genres et des espèces, qui en font un guide fort utile dans les recherches zoologico-paléontologiques.

L'exécution en est fort soignée et mérite d'attirer l'attention des spécialistes. Les planches sont fort belles, et les figures dans le texte, généralement au trait, suffisent pour donner des indications précises sur les formes et les relations des pièces solides qu'elles représentent. Quelques-unes de ces figures, par exemple les figures 37, 39, 40, 45, 50, présentent un fini d'exécution et une valeur vraiment artistiques.

Dr HAGENMULLER. — *Bibliotheca sporozoologica.* Un vol. in-4° de 232 pages, *Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille.* Série II, T. I, supplément.

La bibliographie complète, générale et spéciale, des travaux concernant les Sporozoaires que vient de publier le Dr Hagenmüller représente un effort considérable.

On ne saurait trop louer la patience et le dévouement d'Hagenmüller et les bonnes intentions du savant professeur de Marseille A.-F. Marion, pour avoir facilité l'accès de cette partie de la zoologie, l'un par ses patientes recherches, l'autre par l'impression dans ses *Annales* d'un travail qu'on pourrait dire aussi aride, s'il ne présentait autant d'avantages aux naturalistes nombreux qui s'occupent de ces êtres infiniment petits.

Deux cent trente-deux pages d'un grand in-4° à 16 lignes composées seulement du nom de l'auteur, du titre du travail et de l'indication du lieu de la publication ! Quel travail ingrat de recherches bibliographiques ! Mais aussi quel précieux recueil où puiseront des renseignements pour leurs études les chercheurs des Sporozoaires ? Quelle abnégation de la part d'un savant qui a été à la peine pour rechercher les matériaux propres à ces publications, mais aussi quel service rendu aux naturalistes !

On ne saurait mieux faire que de reproduire ici les premières lignes du traité, car c'en est un, de M. Hagenmüller :

« A peine entrevus au commencement du siècle, les Sporozoaires ont pris depuis quelques années une place considérable dans la littérature scientifique. Mais les particularités biologiques de ces êtres, les difficultés inhérentes à leur observation, la dissémination de leur parasitisme à travers tout le règne animal, ont imprimé aux études dont ils ont été l'objet un caractère tout fragmentaire. Malgré l'intérêt considérable qui s'attache aux Sporozoaires au point de vue de la cytologie et de la physiologie en général, nous n'avons guère encore sur eux que des monographies, moins encore, des parcelles de monographies. Les rares essais s'adressant à un groupe un peu étendu de ces parasites deviennent rapidement insuffisants par l'apport continuel de documents nouveaux. Ces documents vont se multipliant sans cesse, mais aucun lien ne les rattache, ils sont épars dans une foule de périodiques, de revues, de bulletins, de toutes langues, de tous pays. Pour la moindre étude concernant un Sporozoaire quelconque, pour une simple spécification, il faut actuellement affronter le fastidieux préliminaire de véritables fouilles bibliographiques. »

Après quelques mots sur l'insuffisance des indications qu'on trouve dans la science, M. Hagenmüller dit modestement : « Je puis donc espérer que la présente bibliographie ne sera pas inutile aux chercheurs et qu'elle facilitera dans une certaine mesure l'étude des Sporozoaires. » Nous le croyons aisément.

L'ouvrage est divisé en deux parties :

PREMIÈRE PARTIE. — *Bibliographie générale*, comprenant les noms d'auteurs — classés par lettres alphabétiques — et l'indication de tous les travaux parus avant 1899.

DEUXIÈME PARTIE. — *Bibliographie spéciale*, présentant les mêmes faits groupés dans un ordre plus commode pour les recherches.

Elle renferme dix chapitres correspondant à des groupes d'ouvrages spéciaux, dont voici la série dans l'ordre indiqué par la table de l'ouvrage :

1° Ouvrages généraux de zoologie, botanique, histologie, cytologie, médecine, etc., etc.

2° *Opera incertæ sedis* ;

3° Grégarines ;

4° Coccidies ;

5° Amœbosporidies ;

6° Myxosporidies ;

7° Sarcosporidies ;

8° Exosporidies ;

9° Sporozoaires du sang des Vertébrés ;

10° Sporozoaires considérés comme agents pathogènes des tumeurs et de quelques affections spéciales.

En félicitant et l'auteur et le directeur des *Annales du Musée de Marseille* pour

cette excellente publication qui évitera bien des pertes de temps à plus d'un chercheur, nous rappelons cette phrase de l'introduction citée plus haut : « Les essais s'adressant à un groupe un peu étendu de ces parasites deviennent rapidement insuffisants par l'apport continuel de documents nouveaux. »

Elle nous conduit à espérer que MM. Hagenmüller et Marion n'en resteront pas à cette première publication et que tous les ans un compte rendu des travaux nouveaux sur les Sporozoaires tiendra les savants au courant des études nouvelles faites sur ce groupe.

XI

INDEX DES TRAVAUX DE ZOOLOGIE PUBLIÉS DANS LES PRINCIPAUX RECUEILS PÉRIODIQUES EN 1899.

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. LXV, Hft. 3.

LAUTERBORN (R.). — Protozoen-Studien. IV Theil. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins, p. 369-391, pl. XVII-XVIII.

HELLY (K.-K.). — Histologie der Verdauungswege von *Dasypus villosus*, p. 392-403, pl. XIX.

ZSCHOKKE (F.). — Neue Studien an Cestoden aplacentaler Säugethiere, p. 404-445, pl. XX-XXI.

HESSE (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bie niederen Thieren. V. Die Augen der polychäten Anneliden, p. 446-516, pl. XXII-XXVI.

NÖLDEKE (B.). — Die Herkunft des Endocardepithels bei *Salmo salar*, p. 517-528, pl. XXVII.

Zeitsch. f. wiss. Zool., t. LXV, Hft. 4.

GUNTHER (A.). — Untersuchungen über die im Magen unserer Hauswiederkäuer vorkommenden Wimperinfusorien, p. 529-572, pl. XXVIII-XXIX, 2 figures dans le texte.

MÖLLER (F. v.). — Ueber das Urogenitalsystem einiger Schildkröten, p. 573-598, pl. XXX-XXXII.

EIMER (Th.) und FICKERT (C.). — Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Foraminiferen. Entwurf einer natürlichen Eintheilung derselben, p. 599-708, 45 figures dans le texte.

MEISENHEIMER (J.). — Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten, p. 709-724, pl. XXXIII, 4 figures dans le texte.

FORSSELL (G.). — Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Lorenzini'sche Ampullen bei *Acanthias vulgaris*, p. 725-744, pl. XXXIV.

Paru le 20 *décembre* 1899.

Les directeurs :

H. DE LACAZE-DUTHIERS et G. PRUVOT.

Les gérants : SCHLEICHER FRÈRES.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS ET G. PRUVOT

Membre de l'Institut. Professeur à l'Université de Grenoble.

3e SÉRIE, T. VII. NOTES ET REVUE. No 3.

XII

DÉNOMBREMENT DES NIDS DE LA FOURMI FAUVE (*F. RUFA*, L.),

Par Emile Yung,

Professeur à l'Université de Genève.

Combien y a-t-il de Fourmis dans une fourmilière ? Cette question m'ayant été fortuitement posée il y a quelques années à propos de la Fourmi fauve qui construit dans les bois de grands nids en forme de dômes, et n'ayant su alors lui trouver aucune réponse dans la littérature relative aux Fourmis, je me décidai à compter les habitants de quelques nids de cette espèce. Après quelques tentatives infructueuses pour les capturer, je me suis arrêté au procédé suivant :

J'utilise l'aptitude bien connue qu'ont les Fourmis de se jeter sur les objets qu'on leur présente. A l'heure propice, c'est-à-dire quand le soleil réchauffe le nid et que les ouvrières viennent en foule « fourmiller » à sa surface, j'applique contre celle-ci une pelle en bois de 1 décimètre carré environ. La pelle ne tarde pas à être couverte de Fourmis que je balaye rapidement au moyen d'une brosse fine afin de les faire tomber dans une large cuvette contenant de l'esprit de vin. Je répète la même opération durant une heure ou deux, jusqu'à ce que le nid soit appauvri au point de ne plus livrer qu'un petit nombre d'individus à chaque coup de pelle. La récolte ainsi obtenue ne comprend qu'une fraction de la population du nid, car le reste — et par les beaux jours d'été, c'est le grand nombre — bat la cam-

pagne environnante à la recherche de nourriture et de matériaux de construction. C'est pourquoi le lendemain et les jours suivants, je retourne au nid prendre, par le même artifice, les Fourmis qui y sont revenues, et je continue de la sorte jusqu'à ce que les chemins aboutissant au nid soient devenus déserts et que le nid lui-même soit à peu près dépeuplé ; alors, je détruis ce dernier et je fouille aussi bien que possible ses galeries souterraines afin de saisir les dernières ouvrières qui y ont transporté les larves. Parfois une semaine suffit pour tout prendre; mais parfois aussi il faut prolonger le travail pendant plus d'un mois. Cela dépend du temps qu'il fait, les jours sombres et froids sont improductifs, les Fourmis ne se laissant prendre alors que très difficilement.

Dans certains cas, quand les chemins sont nettement tracés et que les arbres sur lesquels se tiennent les pucerons fréquentés par les Fourmis sont facilement accessibles, on active les opérations en y allant récolter des individus après s'être naturellement assuré qu'ils appartiennent bien à la même fourmilière.

Les récoltes achevées, on les jette sur un filtre, on les sèche au soleil, puis on compte les Fourmis une à une.

Voici les résultats obtenus, comme il vient d'être dit, sur cinq nids solitaires[1] recensés pendant les mois d'août et de septembre 1897 et 1899 :

			Diamètre de la base.	Hauteur.	Total.
A.	Nid situé près de	Val d'Illiez	1m,60	0m,70	53018
B.	—	Champéry	1 28	0 55	67470
C.	—	Montricher	1 60	0 60	19933
D.	—	Montricher	1 40	0 65	93694
E.	—	la Coudre	0 95	0 45	47828

Ces chiffres sont assurément des *minima*, car, si soigneusement qu'on procède, il s'échappe un certain nombre d'individus, mais j'estime que, dans les cinq cas ci-dessus, ce nombre n'a pu être bien élevé, et qu'en majorant de 10000 par exemple chacun de nos chiffres, on se trouverait à coup sûr au-dessus du total réel. Tels qu'ils sont, ils donnent une idée très proche de la vérité. Ils montrent : 1° qu'il n'y a pas de proportionnalité entre les dimensions d'un nid

[1] On sait que les fourmilières de *Formica rufa* se distribuent fréquemment dans plusieurs nids formant une colonie; il est donc indispensable, avant de procéder au recensement, d'observer si le nid choisi est isolé, sans quoi on s'exposerait à travailler plusieurs mois sans parvenir à l'épuiser, repeuplé qu'il pourrait être, au fur et à mesure, par les habitants des autres nids de la colonie.

et le nombre de ses habitants; 2° que les cités de Fourmis fauves les plus peuplées ne dépassent pas de beaucoup 100000 individus, et que la plupart n'en contiennent qu'un nombre inférieur, et, d'ailleurs, très variable d'un nid à l'autre.

M. Auguste Forel[1] évaluant par voie indirecte la population d'une fourmilière de dimension moyenne de *Formica pratensis* (simple race, selon lui, de la *F. rufa*), est arrivé à un total de 114000, mais il estime que les grandes fourmilières de cette variété peuvent atteindre jusqu'à 400000 ou 500000 habitants. Sir John Lubbock[2], sans citer d'observations personnelles, surenchérit encore; il croit que ce nombre considérable est « dépassé dans beaucoup de cas». Mon opinion est, au contraire, que ce nombre, tout au moins pour la Fourmi fauve, est sûrement exagéré.

XIII

NOTES BIOLOGIQUES SUR LES GRILLONS,

Par L. Léger et O. Duboscq[3].

II. CRISTALLOÏDES INTRANUCLÉAIRES.

Les cristalloïdes intranucléaires, bien connus des botanistes, n'ont été rencontrés chez les animaux que dans un très petit nombre de cas. Kolliker en a vu dans la vésicule germinative des Poissons, et Van Bambeke dans celle de *Pholcus*. Lenhossek les décrit dans les cellules des ganglions sympathiques du Hérisson, où, depuis, ils ont été étudiés par Prenant. Les cristalloïdes des cellules intestinales de *Tenebrio molitor* sont les plus célèbres. Signalés dès 1882 par Frenzel, ils ont été revus par Rengel, puis, tout récemment, par Biedermann Citons encore ceux de l'intestin des larves de Lamellicornes (Mingazzini), ceux des cellules salivaires de *Nepa* (Carnoy), et ceux des cellules pigmentaires des Oursins (List), et nous aurons peut-être énuméré tous les cas connus des zoologistes.

Nous avons trouvé des cristalloïdes intranucléaires d'une façon

[1] Aug. Forel, *les Fourmis de la Suisse*, p. 366.
[2] John Lubbock, *Fourmis, Abeilles et Guêpes*, t. I, p. 100.
[3] Une première note sur *les Tubes de Malpighi des Grillons* a paru dans les *Comptes rendus de la Société de biologie*, n° 22, 1899.

constante dans tout l'intestin moyen de *Gryllus* et de *Gryllomorpha*. Disons d'abord ce que nous appelons *intestin moyen* chez les Grillons, car on est loin de s'entendre, et les travaux récents d'embryologie ne sont pas faits pour éclaircir la question.

Frenzel n'admettait comme mésointestin que les cæcums. Bordas, au contraire, prolonge l'intestin moyen jusqu'à l'embouchure des tubes de Malpighi, opinion manifestement insoutenable, puisque sa deuxième portion de l'intestin moyen a souvent une structure identique à celle de l'intestin postérieur. L'opinion de Cuénot manque de précision. « Chez les Grillons, dit-il, l'intestin moyen est très court et s'arrête bien avant le point de débouché des tubes de Malpighi. »

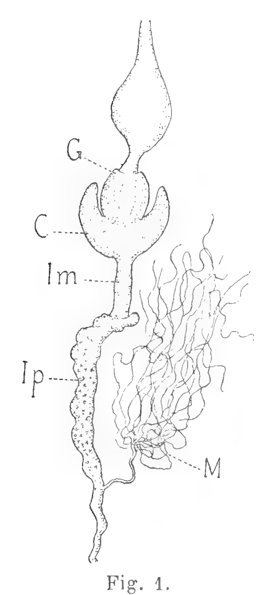


Fig. 1.
Tube digestif de *Gryllus domesticus* L.

G, gésier; *C*, cæcum; *Im*, intestin moyen : *Ip*, intestin postérieur; *M*, tubes de Malpighi.

Nous entendons par intestin moyen (*C* et *Im*, fig. 1) les cæcums et la première portion de l'intestin moyen de Bordas, et nous faisons commencer l'intestin postérieur *Ip* avec l'apparition des productions chitineuses qui continuent sans interruption jusqu'à l'anus. D'ailleurs, à la simple dissection on reconnaît que l'intestin postérieur tel que nous l'entendons est très bien délimité par un changement d'axe. De ce fait, il s'abouche, en faisant un angle, avec l'intestin moyen, d'où la formation d'une sorte de petit cæcum impair au point de séparation.

Dans toutes les cellules épithéliales adultes de l'intestin moyen ainsi défini se trouvent, chez *Gryllomorpha* et chez *Gryllus*, des cristalloïdes intranucléaires.

Chez *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk., le noyau des cellules épithéliales de l'intestin (*A*, fig. 2) possède, en plus du réseau chromatique, un nucléole vrai, oxyphile, qu'on pourrait prendre pour un karyosome basophile. En effet, le réseau chromatique est intimement appliqué à la surface du nucléole sur lequel on reconnaît toujours des petits grains basophiles plus ou moins saillants en coupe optique. Cette disposition doit être assez commune, et l'un de nous l'a déjà signalée pour les nucléoles de la glande venimeuse de la Scolopendre.

En dehors du nucléole, et libre dans le suc nucléaire, est un cris-

talloïde dont la forme, la taille et la position, varient quelque peu. Le plus souvent il se projette en carré régulier dont le côté est égal au diamètre du nucléole. Plus rarement, c'est un rectangle dont le grand côté est encore égal au diamètre nucléolaire, l'autre côté pouvant être beaucoup plus petit. Dans certains cas, on trouve deux cristalloïdes au lieu d'un seul. Parfois c'est un grand et un petit; le plus souvent, ce sont deux petits cristalloïdes carrés situés l'un à côté de l'autre, comme s'ils provenaient de la division d'un cristalloïde unique rectangulaire.

Nous n'avons jamais vu le cristalloïde ailleurs que dans le noyau ; mais, dans le noyau, sa position n'est pas fixe. Tantôt il est plus ou moins éloigné du nucléole, tantôt il y est accolé, et alors il peut paraître contenu dans le nucléole lui-même, quand, en réalité, il est au-dessus ou au-dessous. La position varie d'autant mieux que, sur des pièces fraîches, nous avons vu le cristalloïde se déplacer à l'intérieur du noyau.

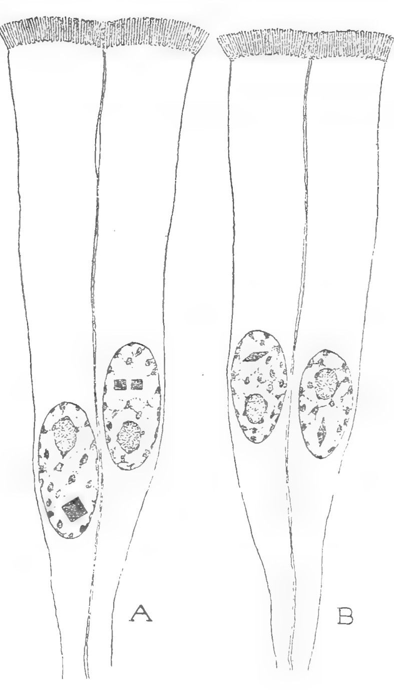


Fig. 2.
A. Cellules de l'intestin moyen de *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk.
B. Cellules de *Gryllus domesticus* L.

Ces cristalloïdes sont bien définis par leur résistance aux acides, leur solubilité dans la pepsine et leur affinité pour les matières colorantes. Dans les préparations au Flemming safranine, on peut pousser la décoloration jusqu'à n'avoir plus que le cristalloïde coloré en rouge, le nucléole ayant perdu la couleur. Après le sublimé, le cristalloïde prend très nettement les couleurs acides et en particulier l'orange.

Comme nous l'avons dit, les cristalloïdes se rencontrent dans toutes les cellules épithéliales adultes de l'intestin moyen. Nous ne savons comment ils s'y forment, mais nous avons noté leur absence dans les cellules des nids germinatifs.

Ce que nous venons de dire de *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk. s'applique à *Gryllus domesticus* L., avec cette différence que, chez *Gryllus* (*B*, fig. 2), les cristalloïdes sont plus petits et se présentent généralement en coupe optique sous la forme d'un losange très allongé. Si l'on suit un cristalloïde dans ses mouvements on le voit parfois carré. C'est donc un octaèdre.

III. GREGARINA DAVINI n. sp.

Nous avons rencontré constamment dans l'intestin moyen de nos *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk., provenant du parc Borély, de Marseille, une Grégarine qui, par sa forme et le caractère de ses kystes, rentre dans le genre *Gregarina* Duf. (*Clepsidrina* Hamm.).

Cette Grégarine, qui est voisine de *Gregarina macrocephala* Schn., du *Nemobius sylvestris* Fabr., présente cependant certaines particularités morphologiques justifiant pour elle la création d'une espèce. Nous l'appelons *Gregarina Davini*, la dédiant à M. Davin, du Jardin botanique de Marseille, grâce à l'obligeance duquel nous avons eu, pour nos recherches, non seulement des *Gryllomorpha*, mais encore différents types d'Insectes et Myriapodes assez rares.

Gregarina Davini présente la forme générale des Clepsidrines. Son épimérite est sphérique, tandis que celui de *Gregarina macrocephala* est en massue cylindrique allongée. Un col assez long, formé par la partie antérieure étirée du protomérite, relie ce segment à l'épimérite.

L'épicyte a des lanières saillantes qui déterminent des phénomènes d'irisation visibles à la loupe. L'ectoplasme montre des myonèmes transversaux avec anastomoses obliques.

Le noyau, parfaitement sphérique, a toute sa chromatine rassemblée en un gros karyosome irrégulier et vacuolaire, les autres granulations étant toujours acidophiles chez la Grégarine adulte. Par contre, dans tout le cytoplasme du deutomérite sont épars de nombreux grains chromatiques très petits. Ces grains basophiles existent aussi dans le protomérite et dans le deutomérite, mais seulement condensés vers leur base.

Les parasites restent longtemps fixés à l'épithélium de l'intestin moyen d'une façon très particulière que nous étudierons tout à l'heure. Ils sont déjà gros lorsqu'ils passent à la phase de sporadin, et on les rencontre, soit dans l'intestin moyen, soit dans les cæcums où se

voient des associations de deux individus, prélude de l'enkystement. A cette phase, les Grégarines, d'abord de forme ovoïde allongée, presque cylindriques, sont devenues fortement ventrues et remplies de grains entocytiques.

Les kystes peuvent être recueillis facilement dans les fèces. Ils sont sphériques, d'un blanc laiteux, avec une zone périphérique mucilagineuse. Ils mûrissent très bien en chambre humide et montrent, au bout de quelques jours, une dizaine de longs sporoductes au moyen desquels les sporocystes sont évacués au dehors sous forme de chapelets qui se dissocient immédiatement en amas irréguliers.

Les sporocystes ont la forme typique en barillet des Clepsidrines (spores doliformes). Leur longueur est de 8 μ.

Ces Grégarines nous ont paru surtout intéressantes par leur mode de fixation à l'épithélium intestinal. On ne les rencontre qu'en des points particuliers de l'épithélium, décelés sur les coupes par une coloration intense. Elles sont orientées perpendiculairement à la surface intestinale, de sorte que les sections transversales les montrent selon leur axe de symétrie. L'épithélium qui les entoure les protège au point que leur extrémité postérieure fait à peine saillie dans la cavité intestinale pour les individus de taille moyenne. Les dépressions épithéliales où les Grégarines sont exclusivement logées correspondent, pour nous, à des cryptes de régénération. L'épimérite, trop gros pour être renfermé dans une seule cellule, est implanté dans un centre germinatif qui, sous son influence, s'est transformé en un kyste épithélial.

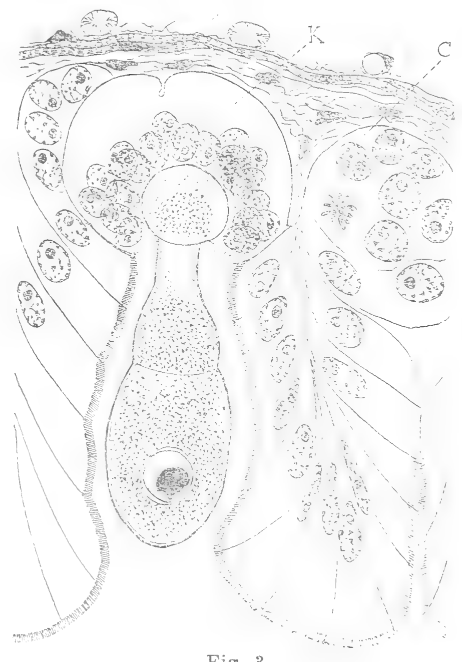


Fig. 3.
Céphalin de *Gregarina Davini*, fixé à l'épithélium intestinal de *Gryllomorpha*.
k, kyste épithélial; *cg*, crypte régénératrice.

Un centre germinatif normal (*cg*, fig. 3) est le fond d'un repli de l'intestin, et dans cette invagination, tandis que les cellules superficielles sont bien délimitées par une paroi distincte, les cellules du fond ont un protoplasma syncytial à noyaux épars montrant souvent des mitoses. Les bouquets de cellules adultes correspondant aux sommets des plissements de l'épithélium, alternent avec les dépressions des centres germinatifs.

Au point où un centre germinatif s'est transformé pour entourer la tête de la Grégarine, il y a séparation très nette entre les cellules épithéliales non modifiées et celles qui ont contribué à former le kyste (*k*, fig. 3). Celui-ci est limité par une membrane continue qui nous paraît avoir une triple origine. Le fond ne serait autre chose que la basale. Les parties latérales représenteraient les membranes intercellulaires modifiées par la discontinuité qui s'est produite entre les cellules épithéliales voisines et les cellules du kyste. Enfin, la surface libre qui enserre le col de la Grégarine est un plateau assez semblable au plateau des cellules épithéliales adultes, mais d'apparence homogène au lieu de se résoudre en bâtonnets accolés.

Tout le protoplasma du kyste est syncytial. Les noyaux, excessivement nombreux au point que, quelle que soit la minceur de la coupe, on en trouve plusieurs superposés, sont toujours ordonnés selon la surface libre du kyste et contigus à elle, de sorte qu'ils forment comme une calotte autour de l'épimérite de la Grégarine. Cet amas de noyaux explique la coloration intense des kystes dans les préparations.

Les noyaux du kyste sont assez semblables aux noyaux de l'épithélium ordinaire, bien qu'un peu plus petits comme ceux des cryptes régénératrices. Généralement ovoïdes, ils ont leur grand axe perpendiculaire à la surface libre, ce qui exprime bien leur caractère épithélial. Tout le protoplasma du kyste est différencié en fibrilles qui ont la même orientation.

Souvent, le kyste, au lieu d'être globuleux, a une forme ovoïde et pédonculée, par étirement vers la lumière intestinale.

XIV

INDEX DES TRAVAUX DE ZOOLOGIE PUBLIÉS DANS LES PRINCIPAUX RECUEILS PÉRIODIQUES EN 1899.

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. LXVI, Hft. 1.

SCHUBERG (A.). — Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtorgane von *Hirudo* und *Aulastomum*, nebst einigen Bemerkungen zur Epithelfrage bei den Plattwurmern, p. 1-15, pl. I.

PRATT (H.-S.). — The Anatomy of the female genital tract of the *Pupipara* as observed in *Melophagus ovinus*, p. 16-42, pl. II-III, 1 figure dans le texte.

MÄNNER (H.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsaüle bei Reptilien, p. 43-68, pl. IV-VII.

MÖLLER (W.). — Anatomische Beiträge zur Frage von der Sekretion und Resorption in der Darmschleimhaut, p. 69-135, pl. VIII-IX.

JOHANN (L.). — Ueber eigenthümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei *Spinax niger*, p. 136-160, pl. X-XI, 1 figure dans le texte.

Quarterly Journal of microscopical Science, t. XLI, Part. 4, N. S., n° 164.

TOMES (Ch.-S.). — On differences in the histological structure of teeth occurring within a single family the *Gadidæ*, p. 459-470, pl. XXXVI.

EVANS (R.). — A description of two new species of *Spongilla* from Lake Tanganyika, p. 471-488, pl. XXXVII-XXXVIII.

BROWN (A.-W.). — On *Tetracotyle Petromyzontis*, a parasite of the brain of *Ammocœtes*, p. 489-498, pl. XXXIX.

BOURNE (G.-C.). — Studies on the structure and formation of the calcareous skeleton on the *Anthozoa*, p. 499-548, pl. XL-XLIII.

BALDWIN-SPENCER. — The structure and development of the hairs of Monotremes and Marsupials. Part. I. Monotremes, p. 549-588, pl. XLIV-XLVI, 6 figures dans le texte.

WILLEY (A.). — Trophoblast and Serosa. A contribution to the morphology of the embryonic membranes of Insects, p. 589-610, 6 figures dans le texte.

Quart. Journ. micr. Sc., t. XLII, Part. 1, N. S., n° 165.

DENDY (A.). — Outlines of the development of the Tuatara, *Sphenodon* (*Hatteria*) *punctatus*, p. 1-88, pl. I-X.

JENKINSON (W.). — Abstract and Review of the memoir by G. HIERONYMUS on *Chladomyxa labyrinthuloïdes* Archer, p. 89-110, 6 figures dans le texte.

Quart. Journ. micr. Sc., t. XLII, Part. 2, N. S., n° 166.

DENDY (A.). — On the development of the parietal eye and adjacent organs in *Sphenodon* (*Hatteria*), p. 111-154, pl. XI-XIII.

MOORE (J.-S.-S.). — The Mollusks of the great african Lakes. III. *Tanganyikia rufofilosa*, and the genus *Spekia*. IV. *Nassopsis* and *Bythoceras*, p. 155-202, pl. XIV-XXI.

WILLEY (A.). — Remarks on some recent works on the *Protochorda*, with a condensed account of some fresh observations on the *Enteropneusta*, p. 223-244, 3 figures dans le texte.

Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, t. VIII, Hft. 1.

Rand (H.-W.). — Regeneration and regulation in *Hydra viridis*, p. 1-34, pl. I-IV.

Arch. f. Entwick. d. Organ., t. VIII, Hft. 2.

Rhumbler (L.). — Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik. p. 187-238, 28 figures dans le texte.
Ballowitz (E.). — Ueber Hypomerie und Hypermerie bei *Aurelia aurita* Lam., p. 239-252, pl. V.

Zoologische Jahrbücher, Abth. für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere, t. XII, Hft. 2.

Michaelsen (W.). — Beiträge zur Kenntniss der Oligochäten, p. 105-145, 2 figures dans le texte.
Riggenbach (E.). — *Scyphocephalus bisulcatus*, n. g., n. sp., ein neuer Reptiliencestode, p. 145-154, pl. VII.
— *Cyathocephalus catinatus*, n. sp., p. 154-161, pl. VIII.
Göldi (E.-A.). — *Epeiroides bahiensis* Keys., eine Dämmerungs-Kreuzspinne Brasiliens, p. 161-170, pl. X, 1 figure dans le texte.
— Ueber die Entwickelung von *Siphonops annulatus*, p. 170-174, pl. IX.
Hoffmann (K.). — Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung von *Distomum leptostomum* Ols., p. 174-205, pl. XI-XII.
Kishinouye (K.). — Edible Medusæ, p. 205-211, pl. XIII, 1 figure dans le texte.
Michaelsen (W.). — Oligochæten von den Inseln des Pacific, nebst Erörterungen zur Systematik der Megascoleciden, p. 211-246.

Zoologische Jahrbücher, Abth. für Anatomie und Ontogenie der Thiere, t. XII, Hft. 3.

Carlsson (A.). — Ueber Zahnentwicklung der diprotodonten Beutelthiere, p. 407-424, pl. XVIII.
Coe (W.-R.). — The maturation and fertilization of the egg of *Cerebratulus*, p. 425-476, pl. XIX-XXI.
Brauer (A). — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. II. Die Entwicklung der aüssern Form, p. 477-508, pl. XXII-XXV.
Hentschel (E.). — Beiträge zur Kenntniss der Spinnenaugen, p. 509-534, pl. XXVI-XXVII.

Revue suisse de zoologie, t. VI, Fasc. 1.

Juge (M.). — Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique du *Silurus glanis*, p. 1-171, pl. I-III.
Kœhler (R.). — Sur les *Echinocardium* de la Méditerranée et principalement sur les *Ech. flavescens* et *Ech. mediterraneum*, p. 172-187, pl. IV.
Volz (W.). — Statisticher Beitrag zur Kenntniss des Vorkommens von Nematoden in Vögeln, p. 189-198.

Revue suisse de zoologie, t. VI, fasc. 2.

Rothenbuhler (H.). — Ein Beitrag zur Kenntniss der Myriapodenfauna der Schweiz, p. 199-271, pl. V-VII.
Carl (J.). — Ueber Schweizerische *Collembola*, p. 272-362, pl. VIII-IX.
Grœter (A.). — Les Harpactides du val Piora, p. 363-367, pl. X.
Bretscher (K.). — Beitrag zur Kenntniss der Oligochäten-Fauna der Schweiz, p. 369-426, 7 figures dans le texte.
André (E.). — Anomalie de l'appareil génital mâle chez la Sangsue, p. 427-428, 1 figure dans le texte.

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. LXVI, Hft. 2.

OBST (P.). — Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden, p. 161-213, pl. XII-XIII, 5 figures dans le texte.
SCHAFFER (J.). — Zur Kenntniss der glatten Muskelzellen, inbesondere ihrer Verbindung, p. 214-268, pl. XIV-XV.
HEIDER (A.-R. VON). — Ueber zwei Zoantheen, p. 269-288, pl. XVI-XVII.
ZANDER (E.). — Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren, p. 289-333, pl. XVIII-XIX.

Zeitsch. f. wiss. Zool., t. LXVI, Hft. 3.

HOFFMANN (R.-W.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten, p. 336-357, pl. XX-XXI, 5 figures dans le texte.
DOGIEL (A.-S.). — Zur Frage über den Bau der Herbst'schen Körperchen und die Methylenblaufixirung nach Bethe, p. 358-377, pl. XXII-XXIII.
SUKATSCHOFF (B.). — Ueber den feineren Bau einiger Cuticulœ und der Spongienfasern, p. 377-406, pl. XXIV-XXVI, 1 figure dans le texte.
GOETTE (A.). — Ueber die Entwicklung des Knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten, p. 407-434, pl. XXVII-XXIX, 3 figures dans le texte.
BERGH (R.-S.) — Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane, p. 435-449, pl. XXX.
SCHWARTZE (E.). — Zur Kenntniss der Darmentwicklung bei Lepidopteren, p. 450-496, pl XXXI-XXXIV.

Zeitsch. f. wiss. Zool., t. LXVI, Hft. 4.

SCHNEIDER (G.). — Ueber Phagocytose und Excretion dei den Anneliden, p. 497-520, pl. XXXV.
BACHMETJEW (P.). — Ueber die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien, p. 521-605, 5 figures dans le texte.
SCHULTZ (E.). — Aus dem Gebiete der Regeneration, p. 605-624, pl. XXXVI-XXXVII.
KOROTNEFF (A. VON). — Zur Embryologie von *Salpa maxima-africana*, p. 625-636, pl. XXXVIII-XL.
EIDE (B.). — Ueber die kleinen Rindenzellen des Kleinhirns, p. 637-652, 14 figures dans le texte.

Zeitsch. f. wiss. Zool., t. LXVII, Hft. 1.

RABL. (C.). — Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse (III. Theil : die Linse der Säugethiere, Ruckblick and Schluss), p. 1-138, pl. I-IV, 46 figures dans le texte.
MELCHERS (F.). — Ueber rudimentäre Hirnanhangs-Gebilde beim Gecko (Epi-, Para-und Hypophyse), p. 139-166, pl. V-VI.

Quart. Journ. micr. Sc., t. XLII, Part. 3, N. S., n° 167.

ASHWORTH (J.-H.). — The Structure of *Xenia Hicksoni*, n. sp., vith some observations on *Heteroxenia Elisabethæ* Köll., p. 245-304, pl. XXIII-XXVII.
BUDGETT (J.-S.). — Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco, with observations upon their breeding habits and development, especially with regard to *Phyllomedusa hypochondrialis* Cope. Also a description of a new genus, p. 305-334, pl. XXVIII-XXXII.
MAC-BRIDE (E.-W.). — The development of Echinoids. Part I. The larvæ of *Echinus miliaris* and *Echinus esculentus*, p. 335-340, pl. XXXIII.

MURBACH (L.). — Hydroids from Wood's Holl, Mass. : *Hypolytus peregrinus*, a new unattached marine Hydroid ; *Corynitis Agassizii* and its Medusa, p. 341-360, pl. XXXIV.
SHIPLEY (A.-E.), — Note on *Arhynchus hemignathi*, p. 361.

Quart. Journ. micr. Sc., t. XLII, Part. 4, N. S., n° 168.

EVANS (B.-A. RICHARD). — The structure and metamorphosis of the larva of *Spongilla lacustris*, p. 363-476, pl. XXXV-XLI.
GOODRICH (B.-A. EDWIN S.). — On the communication between the cœlom and the vascular system in the Leech, *Hirudo medicinalis*, p. 477-496, pl. XLII-XLIV.
BENHAM (W. BLAXLAND). — *Balanoglossus otagoensis*, n. sp., p. 497-504, pl. XLV.
MAC BRIDE (E.-W.). — The movements of Copepoda, p. 505-507.

Archiv für mikroskopische Anat. und Entwicklungsg., t. LIV, Hft. 3.

KORFF (K. VON). — Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*, p. 291-295, pl. XVI.
MEYER (S.). — Ueber centrale Neuritenendigungen, p. 296-310, pl. XVII.
SCHUMACHER (S. VON). — Ueber Phagocytose und die Abfuhrwege der Leucocyten in den Lymphdrusen, p. 311-328, pl. XVIII.
MEVES (Fr.). — Ueber Struktur und Histogenese des Samenfäden des Meerschweinchens, p. 329-402, pl. XIX-XXI, 16 figures dans le texte.

Arch. f. mikr. Anat., t. LIV, Hft. 4.

KSJUNIN (P.). — Zur Frage über die Nervenendigungen in den Tast-oder Sinushaaren, p. 403-420, pl. XXII-XXIII.
RABL (H.). — Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel, p. 421-439, pl. XXIV, 1 figure dans le texte.
POLL (H.). — Veränderungen der Nebenniere bei Transplantation, p. 440-480, pl. XXV.
RAWITZ (B.). — Ueber die Blutkörperchen einiger Fische, p. 481-513, pl. XXVI.
LUBOSCH (W.). — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Ursprung und die Phylogenese des N. accessorius Willisii, p. 514-601, pl. XXVII.
TANDLER (J.) und DÖMENY (P.). — Zur Histologie des äusseren Genitales, p. 514-613, pl. XXVIII.
HELLY (K.-K.). — Die Schliessmuskulatur an den Mündungen der Gallen-und der Pankreasgänge, p. 614-621, pl. XXIX.

Arch. f. mikr. Anat., t. LV, Hft. 1.

GRÜNSTEIN (N.). — Zur Innervation der Harnblase, p. 1-10, pl. I.
MÜLLER (E.). — Studien über Neuroglia, p. 11-62, pl. II-V, 1 figure dans le texte.
NIESSING (G.). — Zellenstudien, p. 63-110, pl. VI.
LEVI (G.). — Ueber die spontane und unter dem Einflusse eines Entzündung erregenden Agens im Amphibieneie stattfindenden Veränderungen, p. 111-143, pl. VII.
ENDERLEIN (G.). — Beitrag zur Kenntniss des Baues des quergestreiften Muskeln bei den Insekten, p. 144-150, pl. VIII.

Arch. f. mikr. Anat., t. LV, Hft. 2.

SCHUMACHER (S. VON). — Das elastische Gewebe der Milz, p. 151-170, pl. IX-X.
SCHULTZE (O.). — Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung, p. 171-201, pl. XI-XII, 2 figures dans le texte.

SCHULTZE (O.). — Ueber die Nothwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo, p. 202-230, pl. XIII, 6 figures dans le texte.
KÜHN (A.). — Zur Kenntniss des Nervenverlaufs in der Rückenhaut von *Rana fusca*, p. 231-244, pl. XIV, 8 figures dans le texte.
BADE (P.). — Die Entwicklung des menschlichen Skelets bis zur Geburt, p. 245-290, pl. XV-XVII, 20 figures dans le texte.

Arbeiten aus den Zoologischen Instituten der Universität Wien und der Zool. Stat. Triest, t. XI, Hft. 3.

PROWAZEK (S.). — Protozoenstudien, 74 pages, 4 planches, 4 figures dans le texte.
BEUK (St.). — Zur Kenntniss des Baues der Niere und der Morphologie von *Teredo* L., 20 pages, 3 planches, 3 figures dans le texte.
TOLDT (C.). — Ueber den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* Cloq., 38 pages, 1 planche, 2 figures dans le texte.

Morphologisches Jahrbuch, XXVII, Hft. 4.

BRAUS (H.). — Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. II Theil. Die paarigen Gliedmassen, p. 501-629, pl. XXII-XXV, 6 figures dans le texte.
BOLK (L.). — Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Beiträge zur Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers. III, p. 630-711, 51 figures dans le texte.
BAYER (F.). — Bemerkungen zur Entwicklung der Eidechsenzunge, p. 712-716, 5 figures dans le texte.

Morphol. Jahrb., t. XXVIII, Hft. 1.

GÖPPERT (E.). — Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. II Theil. Reptilien, p. 1-27, pl. I-II.
CORNING (H.-K.). — Ueber die Entwicklung der Kopf-und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien, p. 28-104, pl. III-VI.
BOLK (L.). — Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. IV, p. 105-146, 4 figures dans le texte.
PAULLI (S.). — Ueber die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. I, p. 147-178, pl. VII, 16 figures dans le texte.

Archiv für Naturgeschichte, t. LXV, 1 Bd., Hft. 2.

VERHOEFF (C.). — Beiträge zur Kenntniss paläarktischer Myriopoden. VIII Aufsatz : Zur vergleichenden Morphologie, Phylogenie, Gruppen-und Artsystematik der Chordeumiden, p. 95-154, pl. VIII-XII, 4 dessins dans le texte.
LINSTOW (D[r] VON). — Zur Kenntniss der Genera *Histrichis* und *Tropidocerca*, p. 155-164, pl. XIII-XIV.
PHILIPPI (R.-A.). — Kritische Bemerkungen über einige Vögel Chiles, p. 165-174.
NEHRING (A.). — Ueber *Myodes lemmus crassidens*, var. nov. foss. aus Portugal, p. 175-182, 3 figures dans le texte.

Archiv f. Naturgesch., t. LXV, 1 Bd., Hft. 3.

VORHOEFF (C.). Beiträge zur Kenntniss paläarktischer Myriopoden. IX Aufsatz : Zur Systematik, Phylogenie und vergleichenden Morphologie der Juliden und über einige andere Diplopoden, p. 183-219, pl. XV-XVIII.
VORHOEFF (C.). — Ueber einige andere Diplopoden (Polyzoniiden, Glomeriden, Polydesmiden und Lysiopetaliden), p. 220-230, pl. XIX.

Volz (W.). — Beitrag zur Kenntniss der Schlangendistomeen, p. 231-240, pl. XX.
Weise (J.). — Cassidinen und Hispinen aus Deutsch-Ostafrika, p. 241-267.
Weise (J.). — Einige neue Cassidinen-Gattungen und Arten, p. 268-273.

Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, t. VIII, Hft. 3.

Loeb (J.). — Ueber die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula, p. 363-372, 4 figures dans le texte.
Wheeler (W.-M.). — Anemotropism and other tropisms in Insects, p. 373-381.
Rörig (A.). — Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? p. 382-447.
Morgan (Th.). — The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs os *Arbacia*, and of other animals, p. 448-539, pl. VII-X, 21 figures dans le texte.

Arch. f. Entwick., t. VIII, Hft. 4.

Eigenmann (C.-H.). — The eyes of the blind Vertebrates of North America. I. The eyes of *Amblyopsidæ*, p. 545-617, pl. XI-XV, 10 figures dans le texte.
List (Th.). Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment, p. 618-632, pl. XVI.
Rörig (A.). — Ueber die Wirkung der Kastration von *Cervus* (*Cariacus*) *mexicanus* auf die Schädelbildung, p. 633-641, 4 figures dans le texte.
Alexander (G.). — Zur Anatomie der janusartigen Doppelmissbildungen mit besonderer Berücksichtigung der Synotie, p. 642-688, pl. XVII-XX, 7 figures dans le texte.
Loeb (J.). — Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? p. 689-692.

Arch. f. Entwick., t. IX, Hft. 1.

Barfurth (D.). — Die Experimentelle Herstellung der *Cauda bifida* bei Amphibienlarven, p. 1-26, pl. I-III (figures 1-30).
Barfurth (D.). — Eine larve von *Petromyzon Planeri* mit drei Schwanzspitzen, p. 27-31, pl. III (figures 31-33).
Rhumbler (L.). — Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. II. Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungscentren der Zelle, p. 32-62, 12 figures dans le texte.
Rhumbler (L.). — Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier, p. 63-102, pl. IV, 15 figures dans le texte.
Driesch (H.). — Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. II. Quantitative Regulationen bei der Reparation der *Tubularia*. III. Notizen über die Auflösung und Wiederbildung des Skelets von Echiniden larven, p. 103-139, 2 figures dans le texte.
Herlitzka (A.) — Sul trapiantamento dei testicoli, p. 140-156.
Bütschli (O.). — Einige Bemerkungen über die Asterenbildung im Plasma, p. 157-159.

Arch. f. Entwick., t. IX, Hft. 2.

Rand (H.-W.). — The regulation of Graft Abnormalities in *Hydra*, p. 161-214, pl. V-VII.
Herbst (Curt.). — Ueber die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. III. Weitere Versuche mit total exstirpirten Augen. IV.

Versuche mit theilweise abgeschnittenen Augen, p. 215-292, pl. VIII-X. 1 figure dans le texte.
CRAMPTON (H.-E.). — An experimental study upon *Lepidoptera*, p. 293-318, pl. XI-XIII, 13 figures dans le texte.

Zoologische Jahrbücher,
Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere, t. XII, Hft. 3.

PALACKY (J.). — Die Verbreitung der Eidechsen, p. 247-285.
ATTEMS (C. Graf). — Neues über paläarktische Myriopoden, p. 286-336, pl. XIV-XVI.
SPENGEL (J.-W.). — Ueber einige Aberrationen von *Papilio Machaon*, p. 337-384, pl. XVII-XIX, 5 figures dans le texte.

Zool. Jahrb., Abth. f. System., t. XII, Hft. 4.

BOAS (J.-E.-V.). — Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten, p. 385-402, pl. XX, 3 figures dans le texte.
HOLMGREN (N.). — Beiträge zur Kenntniss der weiblichen Geschlechtsorgane der Cicadarien, p. 403-410, pl. XXI.
SIMON (E.). — Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (SCHAUINSLAND, 1896-97). Arachnoideen, p. 411-438.
EMERY (C.). — *Ibid.* — Formiciden, p. 439-440.
WELTNER (W.). — *Ibid.* — Cirrhipedien, p. 441-447.
PLEHN (M.). — *Ibid.* — Polycladen, p 448-452, 2 figures dans le texte.
HARTMEYER (R.). — Die Monascidien der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen im Jahre 1889, p. 453-520, pl. XXII-XXIII, 11 figures dans le texte.

Zoologische Jahrbücher,
Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere, t. XII, Hft. 4.

JAMESON (H. LYSTER). — Contribution to the anatomy and histology of *Thalassema neptuni* Gærtn., p. 535-566, pl. XXVIII-XXX, 1 figure dans le texte.
HEATH (H.). — The development of *Ischnochiton*, p. 567-656, pl. XXXI-XXXV, 5 figures dans le texte.
BOLAU (H.). — *Glandula thyreoidea* und *Glandula Thymus* der Amphibien, p. 657-710, 11 figures dans le texte.
RINK (Fr.). — Die Furchen auf der äussern Fläche des Carnivorenhirns, p. 711-744, pl. XXXVI-XXXVII.

Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., t. XIII, Hft. 1.

WHEELER (W. MORTON). — The development of the urogenital organs of the Lamprey, p. 1-88, pl. I-VII.
STEMPELL (W.). — Zur Anatomie von *Solemya togata* Poli, p. 89-170, pl. VIII-X.
PETRUNKEWITSCH (A.). — Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica*. Histologische und physiologische Studien, p. 171-190, pl. XI.
NICKERSON (M. LEWIS). — Intracellular canals in the skin of *Phascolosoma*, p. 191-196, pl. XII.

Revue suisse de zoologie, t. VI, fasc. 3.

SURBECK (G.). — Die Molluskenfauna des Vierwaldstättersees, p. 429-556, pl. XI-XII.
ROUX (J.). — Observations sur quelques infusoires ciliés des environs de Genève, p. 557-636, pl. XIII-XIV.

Rev. suisse zool., t. VII, fasc. 1.

PENARD (E.). — Les Rhizopodes de faune profonde dans le lac Léman, p. 1-142, pl. I-IX.
KRÄMER (A.). — Die Haustierfunde von Vindonissa, p. 143-272, pl. X, 19 figures dans le texte.

Rev. suisse zool., t. VII, fasc. 2.

MIETHE (C.). — *Asellus cavaticus* Sch., ein Beitrag zur Höhlenfauna der Schweiz, p. 273-319, pl. XI-XIII.
PERACCA (M.-G.). — Reptiles et Batraciens de l'archipel malais, p. 321-330, pl. XIV.
SILVESTRI (F.). — Diplopodes de l'archipel malais, p. 331-334, pl. XV.
FRITZE (A.). — Orthoptères de l'archipel malais, p. 335-340, pl. XVI.
FUHRMANN (O.). — Deux singuliers Tænias d'oiseaux, p. 341-351, pl. XVII.

Paru le 10 *février* 1900.

Les directeurs :

H. DE LACAZE-DUTHIERS et G. PRUVOT.

Les gérants : SCHLEICHER FRÈRES.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

3e SÉRIE. TOME VII.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE.

ARTICLES ORIGINAUX.

ANALYSES CRITIQUES ET COMPTES RENDUS.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

RECHERCHES

SUR LA FORMATION DE L'ŒUF CHEZ LES HYDRAIRES

L'OVOGENÈSE

DANS LES GENRES

MYRIOTHELA ET *TUBULARIA*

PAR

ALPHONSE LABBÉ

Docteur ès sciences,

Conservateur des collections de zoologie et d'anatomie à la Sorbonne.

La question de l'ovogenèse chez les Hydraires, bien qu'ayant été l'objet de nombreux travaux, offre encore beaucoup de points obscurs, et ne laisse pas que d'avoir un certain intérêt par les faits curieux et exceptionnels qu'elle présente.

Je me suis borné à l'étude des genres *Myriothela* et *Tubularia* [1] et limité à la formation de l'œuf, sans me préoccuper des questions,

[1] Je dois remercier mes maîtres, MM. de Lacaze-Duthiers et Y. Delage, de l'hospitalité qu'ils ont bien voulu me donner dans leurs laboratoires de Roscoff et de la Sorbonne, hospitalité grâce à laquelle j'ai pu terminer ce petit travail.

du reste maintenant bien connues, de l'origine des produits sexuels et de la formation du gonophore.

En dépit des recherches récentes de Döflein (**96**) et de Grönberg (**97**), ce petit point de l'histoire des Hydraires est fort mal élucidé.

Un rapide résumé des opinions émises par les divers auteurs montrera combien règne encore de confusion sur cette question.

Chez *Myriothela phrygia*, nous ne trouvons que des observations de Allmann et de Korotneff. Allmann, dans ses divers travaux, mais surtout dans sa belle monographie de la Myriothèle (**75**), a fort bien vu les cellules ovulaires se fusionner, tandis que leurs noyaux se divisent, et former autour du spadice cinq ou six œufs primordiaux. Ces œufs se fusionnent à leur tour après avoir absorbé les autres cellules qui jouent le rôle de cellules vitellines, et forment un œuf unique.

Korotneff (**88**) a aussi bien vu ce fait que l'œuf est un plasmodium parsemé de noyaux dont un seul persiste ; les autres forment les globules vitellins (*Pseudozellen* de Kleinenberg).

Chez *Tubularia*, les travaux sont beaucoup plus nombreux. Nous avons encore à relater les anciens travaux de Allmann (**71**). Ciamician (**79**) voit les cellules du gonophore former par fusionnement quatre ou cinq œufs centraux qui plus tard se réunissent pour former un œuf unique. Mais une partie de ces cellules sert à donner plus tard une nouvelle génération d'œufs, tandis que quelques-unes jouent le rôle de *vitellus* et sont absorbées par l'œuf.

Hamann (**82**, **87**) a aussi insisté sur la séparation des cellules du gonophore (*Urkeimzelle, Ureier*) en cellules ovulaires qui formeront l'œuf, et en cellules vitellines.

Ces divers travaux, joints à ceux de Metschnikoff (**74**) sur les Méduses, ont permis à Balfour (**83**, vol. I, p. 17) d'admettre la théorie purement phagocytaire ; toutes les cellules qui ne deviennent pas des œufs sont mangées par l'œuf comme par un amibe. Nussbaum (**87**) vérifie du reste le même fait chez l'Hydre (après Kleinenberg [**70**]) : une des cellules ovulaires se transforme en œuf et absorbe les autres.

Hartlaub (87), chez *Obelia* et *Cladonema*, Tichomiroff (87) émettent une opinion analogue.

Brauer (91), en reprenant ces divers travaux, arrive aux mêmes résultats. Chez l'Hydre, une seule cellule forme l'œuf, les autres forment les cellules vitellines qui sont dissoutes et absorbées par l'œuf en croissance. Chez *Tubularia mesenbryanthemum* (91), il y a dès le début une différenciation en cellules ovulaires et vitellines, et cette différenciation se produit déjà dans l'endoderme du bourgeon ; elle porterait d'abord sur les noyaux. L'œuf amœboïde, à noyau excentrique, absorbe le matériel nutritif représenté par les cellules vitellines.

Jusqu'ici nous voyons la plupart des auteurs admettre que l'œuf est ou bien une cellule unique qui s'est accrue plus que les autres, et absorbe toutes les autres, ou bien que l'œuf est formé par la fusion progressive de toutes les cellules du gonophore. Les uns soutiennent la théorie *phagocytaire*, les autres la théorie *plasmodiale.*

Döflein (97) apporte des nouveaux faits à la théorie plasmodiale. Chez *Tubularia larynx*, l'œuf est au début une cellule unique nettement différente des autres, qui s'adjoint par fusion les cellules voisines. Tous les noyaux, sauf un seul, subissent une métamorphose régressive, et sont digérés dans des vacuoles. Le plasma des cellules germinales devient sans différenciation le plasma de l'œuf. L'origine de l'œuf est donc un *plasmodium.*

Au contraire, Grönberg (98) dans un travail plus récent, a étudié *Tubularia coronata* et combat sur quelques points les idées de Döflein. Il y a bien au début plusieurs, peut-être même une seule cellule ovulaire, mais cette cellule ne s'accroît pas en se fusionnant avec les cellules voisines : elle s'accroît d'elle-même, par vacuolisation de son protoplasma. L'œuf n'est donc pas un plasmodium, et il y a dès l'origine une différenciation en *cellules ovulaires* et *cellules nourricières.*

On voit d'après ce bref exposé quelles sont les théories en jeu. L'œuf est-il au début une cellule unique ou un groupe de cellules,

formant un plasmodium ? Y a-t-il différenciation en cellules ovulaires et nourricières ? Les cellules nourricières sont-elles absorbées par phagocytose ? Que deviennent les noyaux qui dégénèrent et forment les Pseudozellen, et quel est leur rôle ? Quelle est la signification de ces divers processus ?

Nous allons essayer de répondre à ces questions.

Nos études ont porté sur *Myriothela phrygia*, Allm., et sur *Tubularia* (*T. mesembryanthemum ; T. indivisa ; T. coronata*).

Les méthodes sont peu compliquées. Je me suis servi de matériaux fixés au sublimé acétique et surtout au liquide de Flemming. Les coupes ont été colorées soit à l'hématoxyline au fer de Heidenhain, soit à la safranine-lichtgrün (méthode de Benda modifiée), soit au violet de gentiane (méthode de Bizzorero).

FORMATION DE L'ŒUF DANS LE GONOPHORE.

Je n'entre pas dans l'histoire des premiers phénomènes de la formation des cellules germinales. On peut consulter à ce sujet les anciens travaux de Allmann, Ciamician, Weismann, Hamann, Korotneff, etc. Ces processus sont bien connus maintenant, et il serait sans intérêt de les exposer ici. Nous supposerons le gonophore, déjà développé, et renfermant un grand nombre de cellules, de taille et de forme égales, différant peu par leurs caractères cytologiques des éléments ectodermiques et endodermiques, et qui remplissent toute la cavité du gonophore. Ces cellules, j'insisterai sur ce point, ne forment pas un tissu, mais sont libres dans la cavité du gonophore. Nous leur donnerons le nom d'*oocytes*.

Nous verrons que le mode de formation de l'œuf chez *Myriothela* et *Tubularia*, pour être peu différent de ce qui est décrit par les auteurs antérieurs, est cependant assez compliqué. S'il y a autant de descriptions que d'auteurs, c'est qu'en réalité il y a pour ainsi dire une infinité de modes de formation de l'œuf dans une même espèce, et pour savoir la vérité, il faut combiner les diverses descriptions données par les auteurs.

Dans une note préliminaire (**99**) nous avons indiqué trois modes de formation de l'œuf : 1° par plasmodium ; 2° par aires plasmodiales ; 3° par plasmolyse.

Le premier de ces modes avait été entrevu par quelques auteurs, le second est décrit par tous, le troisième n'était pas encore connu.

Il ne faudrait pas envisager d'une façon trop rigoureuse un classement de phénomènes qui, comme nous le verrons plus loin, se rattachent par d'insensibles transitions les uns aux autres. Aussi ne donnons-nous que comme un cadre d'exposition ces trois modes de formation de l'œuf.

Nous allons les étudier successivement. Disons auparavant que les phénomènes se passent d'une façon très comparable chez *Tubularia* et *Myriothela*. La seule différence est celle-ci : chez *Myriothela*, il se forme un œuf unique, qui remplit par conséquent toute la cavité du gonophore. Dans *Tubularia*, il se forme plusieurs générations (deux ou trois) d'œufs : de telle sorte que, sur une coupe de gonophore, on peut rencontrer jusqu'à trois œufs (pl. II, fig. 14) à divers stades d'évolution.

1° FORMATION DE L'ŒUF PAR PLASMODIUM. — A. *Chez Myriothela.* — Ce mode de formation semble avoir été vu par Allmann, qui a indiqué d'une façon assez précise la fusion des oocytes par leurs prolongements amœboïdes, chez *Myriothela phrygia* (**71**, pl. LVII, fig. 8 et 13). En revanche, Korotneff ne semble pas avoir vu ce processus, mais seulement le deuxième mode de formation de l'œuf. Ce mode semble se produire à un stade précoce de la formation du gonophore.

Nous avons vu que les oocytes, au début, avaient une structure peu différente de celle des cellules somatiques dont ils dérivent : ce sont des cellules arrondies ou ovalaires à cytoplasme granuleux, et possédant un noyau identique à celui des cellules ectodermiques ; ce noyau est sphérique, peu colorable, et renferme un granule central de chromatine que nous retrouverons souvent dans cette étude et que nous nommerons *karyosome*. Les oocytes augmentent de nombre au fur et à mesure que le gonophore s'accroît, mais ne restent point

associés en tissu. Ils sont *indépendants* et *libres* dans la cavité du gonophore. Ils s'accroissent peu du reste et augmentent peu de volume, mais présentent des mouvements amœboïdes très actifs. Ces mouvements amœboïdes (pl. I, fig. 6) ne sauraient nous surprendre. On sait en effet, depuis les travaux déjà anciens d'A. de Varennes[1] (**88**) et surtout de Weismann (**80**), que les cellules qui produiront les oocytes naissent souvent loin du gonophore qui doit les abriter, et cheminent le long de la membrane mésogléenne, par des mouvements amœboïdes, pour se rendre dans ce gonophore. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que les oocytes aient conservé ce caractère d'activité qu'avaient les cellules dont ils sont issus.

Le premier phénomène que l'on observe est la fusion de tous ces oocytes amœboïdes. Les pseudopodes des oocytes se fusionnent, s'anastomosent (pl. I, fig. 6 et 7), et le gonophore est alors rempli par une masse de cytoplasme unique creusé de vacuoles, qui sont les intervalles primitifs existant entre les oocytes et renfermant autant de noyaux qu'il y avait d'oocytes.

C'est là la définition du plasmodium[2]. Nous ne nous occuperons

[1] Les recherches de A. de Varennes et celles de Weismann, publiées la même année, ont été faites indépendamment l'une de l'autre. Une note préliminaire de A. de Varennes, fixant l'origine des produits sexuels chez plusieurs espèces d'Hydraires, a même été publiée avant le travail de Weismann sur le même sujet. Incontestablement, A. de Varennes doit partager avec Weismann l'honneur de cette découverte, bien que les travaux de ces deux savants ne puissent être comparés pour l'importance des résultats.

[2] Dans la plupart des auteurs, Döflein, Grönberg, entre autres, qui se sont occupés de cette question, on lit : *syncytium* et non *plasmodium*. Si l'on prend le nom le plus ancien, *plasmodium*, créé pour les Myxomycètes, on voit qu'il peut être défini une masse protoplasmique polynucléée provenant du fusionnement de cellules originairement distinctes. Il faut donc réserver le mot *syncytium* pour désigner une masse protoplasmique polynucléée, dans laquelle les noyaux proviennent non de cellules autrefois distinctes, mais d'un noyau primitif unique. Dans le plasmodium, qui est une formation *secondaire*, il y a plusieurs noyaux, parce que les cloisons cellulaires qui séparaient ces noyaux se sont résorbées. Dans le syncytium, qui est une formation *primitive*, les noyaux proviennent d'un noyau unique, il n'y a jamais eu de cloisons cellulaires, mais il pourra s'en former plus tard : l'embryologie des Arthropodes abonde en formations syncytiales (Cf. LABBÉ, *Cytologie expérimentale*, p. 154).

plus de la masse cytoplasmique vacuolaire qui remplit alors toute la cavité du gonophore : ce sera le cytoplasme de l'œuf.

Mais nous devons nous occuper des noyaux. Avant même que les oocytes se fusionnent, nous voyons certains des noyaux augmenter de volume et changer de caractère ; non seulement ils sont plus volumineux, mais il apparaît à leur intérieur des grains de chromatine disposés à la périphérie, en même temps que le karyosome devient plus grand et plus irrégulier, quoique toujours central. A ce stade, les noyaux peuvent se diviser par amitose (nous reviendrons plus loin sur ce procédé de division). Ces noyaux arrivent à devenir double ou triple de volume des autres. Pendant ce temps, tous les autres noyaux entrent en dégénérescence, d'abord à la périphérie du gonophore, puis bientôt dans toute l'étendue du gonophore. A ce stade, il n'y a donc plus, au milieu du cytoplasme aréolaire qui remplit le gonophore, qu'une vingtaine de noyaux; tous les autres sont entrés en karyolyse. Plus tard, quand le gonophore est mûr, on ne voit plus persister qu'un seul noyau, très gros, la vésicule germinative de l'œuf ; tandis que les noyaux dégénérés persistent en général, surtout au centre, comme des granules réfringents (Pseudozellen des auteurs ; voir p. 14).

B. *Chez Tubularia.* — Ici les choses se passent de la même façon, quoique un peu différemment. Lés oocytes se fusionnent, mais plutôt par accolement, et j'ai rarement vu de mouvements amœboïdes actifs comme chez *Myriothela.* La seule différence réelle est celle que j'indiquais au début, à savoir qu'une partie des oocytes du gonophore seulement forme l'œuf, les autres oocytes contribuant à former d'autres œufs.

Si nous résumons ce mode de formation de l'œuf, nous voyons qu'il se résume ainsi :

Fusion plasmodiale des oocytes, qui *additionnent* leurs cytoplasmes ; disparition progressive de tous les noyaux, qui dégénèrent et forment des granulations probablement vitellines ; persistance d'un seul de ces noyaux, qui devient le noyau de l'œuf.

2° Formation de l'œuf par aires plasmodiales. — Le plus fréquent, sans contredit, des trois modes de formation [1] de l'œuf est celui que j'appelle *par aires plasmodiales*.

Le phénomène originel est, comme précédemment, la fusion des oocytes ; mais cette fusion ne se fait que progressivement, au lieu de se faire d'un seul coup comme dans le premier mode. De plus, les aires de fusionnement, c'est-à-dire ce que j'appelle les *aires plasmodiales*, s'accroissent beaucoup par elles-mêmes et acquièrent des caractères particuliers. Puis, plus tard, toutes les aires plasmodiales se fusionnent entre elles et avec ceux des oocytes qui restent encore dans le gonophore. L'œuf est constitué de cette façon. Les processus sont du reste encore les mêmes chez *Myriothela* et *Tubularia*, avec les restrictions que nous avons établies au début.

Reprenons la série de ces phénomènes.

Au début, l'oocyte ne se distingue guère des cellules somatiques dont il est issu. Le noyau est identique, petit, sphérique, avec un simple granule chromatique central (*karyosome*) et peu de chromatine. L'oocyte s'accroît beaucoup. Chez *Myriothela* et *Tubularia*, il garde du reste les mêmes caractères ; cependant, chez *Myriothela*, il devient beaucoup plus grand que chez *Tubularia*. Le noyau aussi grandit et se charge de chromatine, tandis que le karyosome, sphérique, volumineux, devient de taille de plus en plus considérable.

A ce moment, dans les oocytes peut se produire une division amitotique ; le noyau se divise par amitose, le karyosome s'allonge et se divise aussi. L'oocyte ne se divise pas, de telle sorte que l'on voit souvent des oocytes à deux noyaux. Comme l'amitose peut se présenter plusieurs fois de suite, on peut trouver des oocytes à trois et quatre noyaux. Nous reviendrons plus loin sur ces phénomènes amitotiques.

Ces divisions se laissent facilement distinguer de la fusion plasmodiale, qui intervient à ce stade.

[1] C'est le seul qui soit connu des auteurs antérieurs, mais de nombreuses questions y restaient cependant à élucider.

En une place quelconque du gonophore, le plus souvent au voisinage du spadice, deux, trois, quatre, dix oocytes se fusionnent et forment une masse plasmodiale. Dans le gonophore, il se forme ainsi trois ou quatre aires plasmodiales. Puis ces aires plasmodiales grandissent et deviennent jusqu'à cinquante ou cent fois plus grandes que le plasmodium primitif. Le protoplasma se vacuolise et, tandis qu'un ou deux noyaux grandissent beaucoup, les autres se résorbent, soit par dissolution dans le cytoplasma, soit par karyolyse. Une aire plasmodiale a ainsi l'aspect d'une sorte d'« œuf primitif », comme disaient Allmann, Korotneff et les anciens auteurs. Le protoplasma est richement vacuolaire. A l'intérieur, on voit la plupart des noyaux dégénérés ou en voie de régression : ils formeront les « Pseudozellen » des auteurs anciens. Ordinairement, l'aire plasmodiale a des contours très irréguliers, pseudopodiques. Les figures 10 et 11 de la planche I montrent nettement ces caractères. Le noyau qui persiste a aussi des caractères spéciaux. Il est sphérique, généralement ovalaire avec un beau karyosome également sphérique, et un réticulum chromatique très fin ; il prend donc de plus en plus les caractères d'une vésicule germinative.

Dans le gonophore, outre les aires plasmodiales, il y a encore de nombreux oocytes errants entre les aires plasmodiales ou sur les bords du gonophore (pl. I, fig. 9 et 12). Peu à peu ils sont englobés par les aires plasmodiales, de telle sorte qu'il ne reste plus guère que ceux qui sont situés sur les bords. Ceux-ci sont absorbés en dernier lieu, soit directement par les aires plasmodiales, soit lorsque ces aires plasmodiales se sont fusionnées.

Comment se fait l'englobement de ces oocytes par les aires plasmodiales ?

On ne peut dire que ce soit un phénomène phagocytaire. L'aire plasmodiale est une masse protoplasmique très active, émettant de nombreux filaments pseudopodiques et cherchant à attirer les oocytes errants. Ceux-ci, au contraire, paraissent peu actifs; ils n'émettent point de pseudopodes, et souvent, déjà, ont un noyau en

voie de dégénérescence, ce qui doit paralyser leur activité. On peut voir (pl. I, fig. 10 et 11) comment se fait l'absorption des oocytes. Ceux-ci, attirés par des prolongements pseudopodiques de l'aire plasmodiale, se soudent au protoplasma de l'aire plasmodiale, et sont ainsi accaparés. On voit qu'il y a encore simple *addition* des cytoplasmes comme dans le premier mode, et on ne peut pas invoquer une vraie phagocytose. Le noyau de l'oocyte absorbé disparaît par karyolyse ou persiste à l'état dégénéré comme *Pseudozelle*. Lorsque l'oocyte a été absorbé, on peut voir son cytoplasme, auparavant granuleux et chromatoïde, s'accroître, se vacuoliser et prendre les caractères de celui de l'aire plasmodiale.

On peut déduire de tout ce qui précède, que, contrairement à l'opinion de la plupart des auteurs, il n'y a pas lieu d'établir de distinctions en cellules ovulaires et vitellines. Il n'y a, dans le gonophore, que des cellules ovulaires, que des oocytes.

Si l'on examine des aires plasmodiales, on peut constater, suivant le moment, deux états différents.

Tantôt, le cytoplasme ne présente aucune trace ou peu de trace de noyaux dégénérés, le protoplasme est aréolaire, mais peu vacuolaire, ses contours nets sans pseudopodes ; c'est une phase *d'accroissement propre* (pl. I, fig. 9), une phase de *repos fonctionnel*.

Tantôt le cytoplasme de l'aire plasmodiale est fortement vacuolisé, ses contours sont irréguliers, comme déchiquetés, offrant des pseudopodes actifs. A l'intérieur sont de nombreux débris de toute sorte provenant des noyaux des oocytes digérés. Par places, de nombreux granules chromatiques donnent parfois au cytoplasme même une coloration intensive. Les prolongements pseudopodiques s'insinuent partout entre les oocytes, cherchant à se fusionner avec eux. C'est une phase *d'accroissement par fusion* (pl. I, fig. 10 et 11), *d'activité*.

Ces deux périodes sont sans doute successives, des phases d'accroissement par fusion venant succéder à des phases d'accroissement propre.

Lorsque le fusionnement plasmodial a été très actif, il y a un grand nombre de noyaux qui dégénèrent dans un espace restreint (pl. II, fig. 17 et 18).

En résumé, les aires plasmodiales s'accroissent, soit par leur nutrition propre, soit par fusion avec le reste des oocytes, et forment autour du spadice quatre ou cinq aires séparées. Celles-ci se fusionnent à leur tour (pl. II, fig. 13), et l'on peut voir autour du spadice une sorte d'amibe gigantesque continuant à absorber les autres oocytes ; absorption présentant toujours les mêmes caractères de fusion et non de phagocytose ; si bien qu'on ne peut dire qu'il s'agisse ici de cellules vitellines absorbées, digérées par un œuf. Lorsque la fusion est complète, l'œuf est mûr.

On voit que ce deuxième mode de formation de l'œuf présente assez de ressemblance avec le premier. Il y a une fusion plasmodiale par degrés, accompagnée de croissance, au lieu d'une fusion plasmodiale directe. Dans le premier mode, c'est l'œuf qui s'accroît, lorsque la fusion est terminée ; dans le second, ce sont les aires plasmodiales qui s'accroissent avant de se fusionner pour former l'œuf.

Il est possible que ces processus soient liés à la croissance du gonophore. La formation par le premier mode a toujours lieu à un stade précoce où les oocytes remplissent toute la cavité du gonophore et se fusionnent facilement. Le deuxième mode semble se produire dans les gonophores où les oocytes sont peu nombreux, et, par suite, où les aires de fusionnement doivent grandir beaucoup par accroissement propre afin de pouvoir remplir toute la cavité. Le deuxième mode paraît le plus normal ; le premier mode paraît, au contraire, lié à un retard de développement dans la croissance propre du gonophore.

3° Formation de l'œuf par plasmolyse. — Ce dernier processus, peut-être entrevu par Allmann, ne me paraît pas avoir été observé par les auteurs. Il consiste en ceci, que la plupart des cellules formatrices de l'œuf, sauf un certain nombre qui sont situées surtout autour du spadice, aux extrémités et sur le pourtour du gonophore, subis-

sent une plasmolyse accompagnée de karyolyse. Il peut même arriver que *toutes* les cellules formatrices de l'œuf subissent cette plasmolyse.

Commençons par dire que ce phénomène n'a rien de pathologique et se produit dans des gonophores absolument normaux. Nous trouvons ici encore la même différence entre les gonophores de *Tubularia* et de *Myriothela* que dans les cas précédents.

a. *Plasmolyse partielle.* — Les figures 19, 20, de la planche II, montrent la marche de cette plasmolyse. Ici les oocytes sont encore amœboïdes, et peut-être même plus fortement actifs que dans les autres cas. Mais on les voit bientôt s'hypertrophier et subir les dégénérescences les plus diverses. Tantôt le cytoplasme est vacuolisé, tantôt, au contraire, il se remplit de granules réfringents ou de granulations chromophiles. Le noyau s'hypertrophie aussi beaucoup et subit une karyolyse voisine de celles dont nous parlerons plus loin à propos des Pseudozellen ; tantôt il disparaît par simple dissolution dans le plasma ; parfois il se fragmente en morceaux irréguliers ou réguliers. L'oocyte lui-même peut bourgeonner des boules sarcodiques qu'on peut retrouver à côté des oocytes nucléés. Il y aurait toute une étude à faire sur la marche de cette dégénérescence, qui serait, certes, intéressante au point de vue général : on ne saurait s'empêcher de remarquer dans la figure 20, pl. II, combien il y a d'analogies, et probablement d'homologies, entre les corps plus ou moins bizarres inclus dans ces cellules et provenant de leur dégénérescence, et nombre de formations très probablement pathologiques, comme les pseudo-coccidies des épithéliomes, sarcomes, du molluscum contagiosum[1], etc. Je n'insiste pas davantage sur les caractères des cellules en dégénérescence, et je fais seulement remarquer que, à ce moment, dans toute la cavité du gonophore chez *Myriothela*, et dans une partie seulement chez *Tubularia*, tous les oocytes sont en dégénérescence et forment un amas de cellules

[1] Voir les figures de Fabre-Domergue, *les Cancers épithéliaux*, Paris, p. 1-443, pl. I-VI.

de toutes tailles, de toutes formes, parsemées de débris plasmatiques ou chromatiques extrêmement variés. Cependant certaines cellules ne prennent pas part à cette dégénérescence : ce sont les cellules périphériques, surtout placées au fond du gonophore ou au voisinage du spadice.

Dans la figure 20 (pl. II), représentant une coupe longitudinale de gonophore de Tubulaire, nous voyons en o_1 une couche d'oocytes non modifiés. De même dans la figure 19 (pl. II), nous voyons la partie large du gonophore remplie de cellules en plasmolyse, tandis que, tout autour, en o_1, se trouvent des cellules non modifiées, qui, du reste, dans la partie supérieure, sont encore à l'état jeune et constituent le matériel formatif d'un œuf moins avancé en âge.

Que nous prenions les Tubulaires ou les Myriothèles, nous voyons donc l'œuf se déterminer comme une couche de cellules amœboïdes renfermant de nombreuses cellules en voie de dégénérescence. Les cellules périphériques s'unissent toutes entre elles, se fusionnent, et même aussi, parfois, avec des cellules en dégénérescence : c'est là le plasma formatif de l'œuf. Tous leurs noyaux dégénèrent, sauf un seul. Du moins, je suis porté à le penser, car sur des coupes suivies, je n'ai pu retrouver la vésicule germinative. A l'intérieur de ce plasma formatif, on voit de nombreuses balles protoplasmiques, quelquefois remplies d'un pigment jaune ou brun, véritables balles vitellines formées par les cellules dégénérées. La figure 21 (pl. II) montre une coupe d'œuf de Myriothèle presque mûr. On remarquera les grosses sphères noires (*cr*) qui ne sont que des noyaux énormément hypertrophiés et qui se colorent très intensivement. Jamais le noyau ne se trouve dans la partie centrale.

b. *Plasmolyse totale.* — Je pense, d'après certaines observations, que, dans quelques cas peut se produire une plasmolyse totale de tous les oocytes. Le résultat est, du reste, le même, car il y a toujours addition des cytoplasmes même en plasmolyse, qui se reconstituent sans doute après pour donner le cytoplasma formatif de l'œuf.

Que la plasmolyse soit partielle ou totale, il n'en est pas moins intéressant de voir l'œuf se constituer de cette façon. Les exemples d'histolyse en embryogénie sont nombreux et s'observent souvent, lorsque, au cours d'une métamorphose larvaire, des modifications brusques et très fortes doivent se produire. Dans ces divers cas (Insectes, Bryozoaires), des cellules qui prennent un rôle phagocytaire dévorent les éléments anciens, et les éléments nouveaux dérivent d'une partie des tissus non en histolyse. Ici le cas est analogue. Les cellules en plasmolyse constituent le matériel nutritif de l'œuf et sont réduites à l'état de balles vitellines ; c'est un matériel mort qui ne peut plus concourir à rien former. Le matériel vivant, formatif, ce sont les cellules périphériques dont l'une donnera la vésicule germinative. Ce mode de formation de l'œuf, quoique assez étrange et exceptionnel, peut donc encore s'expliquer et rentrer dans une règle générale. Il est à penser que ce qui s'applique à la plasmolyse partielle s'applique également à la plasmolyse totale. Vraisemblablement, les cellules périphériques ne paraissent en plasmolyse qu'en ce que leurs noyaux dégénèrent avant que les plasmas ne se fusionnent, tandis que, dans la plasmolyse partielle, cette karyolyse des noyaux ne se produit qu'après le fusionnement des oocytes périphériques en plasmodium.

LA QUESTION DES « PSEUDOZELLEN ».

Kleinenberg (**72**) le premier, chez l'Hydre, et ensuite tous les auteurs, chez les autres Hydraires, ont signalé la présence dans l'œuf mûr de granulations spéciales ayant l'aspect de cellules, et que les auteurs allemands ont nommées *Pseudozellen*.

Sans entrer dans le détail des discussions, disons tout de suite que deux opinions sont en présence pour expliquer la nature et la provenance de ces Pseudozellen : l'opinion ancienne, qui a été notamment soutenue par Kleinenberg (**72**), Nussbaum (**87**), Tichomiroff (**87**), etc., est que c'étaient des cellules de réserve directement

formées par l'œuf, des produits plasmatiques plus ou moins semblables aux corps vitellins. Cette opinion n'a pas prévalu, et il est certain que ces Pseudozellen ne sont que les noyaux des oocytes digérés par l'œuf ou fusionnés avec lui. Ciamician (**79**), chez *Tubularia*, a montré que les nombreux corpuscules brillants que l'on trouve dans l'œuf sont identiques aux Pseudozellen de Kleinenberg, chez l'Hydre ; cet auteur a observé que ces corps nucléiformes se reproduisent par fragmentation irrégulière, et servent à la nutrition de l'œuf. Korotneff (**88**) observe les mêmes faits chez *Myriothela*, et montre qu'ils dérivent des noyaux des cellules vitellines. Brauer (**91**) émet la même opinion (*Hydra*, *Tubularia*). Les travaux plus récents de Döflein (**96**) et de Grönberg (**97**) sur les *Tubularia* sont arrivés aux mêmes résultats, c'est-à-dire que les Pseudozellen ne sont que les noyaux dégénérés des oocytes. Il est certain que, chez tous les Hydraires, les Pseudozellen sont des productions identiques et proviennent de la dégénérescence des noyaux des oocytes. La question des Pseudozellen est donc liée à celle de la dégénérescence des noyaux des oocytes.

De quelle façon se fait cette dégénérescence? Comment se forment ces Pseudozellen ?

Les auteurs qui se sont occupés de cette question ont vu des choses très différentes, et qui apparemment appartiennent à une même série de phénomènes que, dans une note préliminaire, nous avons désignée sous le nom général de *karyolyse*.

Nous les diviserons en plusieurs catégories :

1° Phénomènes amitotiques. — Ceux-ci se produisent dans les oocytes avant leur fusion ou leur absorption. A ce stade, les oocytes peuvent se diviser par amitose. Nous étudierons cette amitose dans un chapitre spécial.

2° Dissolution du noyau. — Déjà dans les noyaux des oocytes libres et, plus tard aussi, lorsque les oocytes se sont fusionnés, le noyau peut disparaître par simple dissolution dans le plasma. Dans quelques cas, on peut voir la chromatine se fragmenter en très fines

granulations à l'intérieur de la membrane nucléaire, et passer, au travers de cette membrane, dans le cytoplasme. Dans d'autres cas (pl. I, fig. 4), la membrane nucléaire se rompt et les granulations de chromatine se dissolvent dans le cytoplasma. Pendant quelque temps, une aire claire les entoure encore et représente subjectivement la place du noyau. Puis tout cela disparaît, et l'on trouve alors dans le cytoplasme de simples granules épars ou rassemblés. Parfois, grâce à cette dissolution, qui est souvent une véritable imbibition du cytoplasme par la chromatine, on voit certaines places du plasma de l'œuf colorées intensivement par les réactifs nucléaires.

3° Phénomènes karyolytiques. — Ces phénomènes karyolytiques, qui donnent naissance aux Pseudozellen, sont de diverses natures. Nous n'essayerons pas d'en donner une classification, mais seulement d'indiquer les cas les plus fréquents. Dans tous ces cas, les transformations qui se produisent dans le noyau sont précédées de l'hypertrophie du noyau. Ce noyau devient énorme, et peut souvent atteindre le diamètre d'un oocyte entier. Les figures 17 et 18 de la planche II montrent des cas semblables.

a. — Un cas très fréquent, c'est la transformation progressive de toute la chromatine du noyau en une masse sphérique, fortement réfringente, et d'aspect absolument uniforme. C'est une sorte de condensation hyaline de la chromatine. Ces sphérules réfringentes sont très visibles dans l'œuf mûr. Aux agents nucléaires, ils présentent une coloration intensive ; on peut en voir reproduits dans plusieurs de nos figures [1] (pl. II, fig. 17, 19, 20 et 21).

b. — Un autre phénomène est la fragmentation de la chromatine en deux ou plusieurs sphérules, qui présentent aussi un aspect réfringent et une coloration intense. Cette fragmentation, toujours plus ou moins irrégulière, peut se produire à l'intérieur de la membrane nucléaire ou après dissolution de cette membrane. On peut en voir divers exemples planche II, fig. 17, 18 et 20. Les fragments chro-

[1] C'est, je crois, ce qu'on appelle la *pycnose* des noyaux.

matiques ainsi produits sont ou sphériques ou ovoïdes, ou bien d'aspect cristalloïde, et de forme irrégulière[1].

c. — Un troisième cas, qui a surtout été vu par Döflein (**96**), paraît se rapporter à ce que Flemming[2] a appelé *chromatolyse partielle* ou *totale.* Il consiste en l'accumulation, à la périphérie du noyau, sous forme de disque ou d'anneau irrégulier, de toute la chromatine; tandis qu'au centre de la vacuole ainsi formée, les albumines du suc nucléaire forment des couches successives (*Centralkörper* et *Centralkörperchen*, de M. Heidenhain[3]).

Dans les doubles colorations (par exemple, par la méthode de Benda), on voit un cercle rouge intense formé par la condensation de la chromatine à la périphérie du noyau, tandis qu'au centre se trouvent deux ou trois corps concentriques colorés en bleu ou en vert foncé, et qui représentent les substances albuminoïdes du suc nucléaire (*Kernsafteiweis*).

Ces formations sont bien connues depuis les travaux de Lukjanow[4], de M. Heidenhain et de plusieurs autres auteurs, sur les dégénérescences nucléaires tant dans les épithéliums digestifs que dans les épithéliums séminifères[5]. Notons cependant que la chromatine ne se concentre pas toujours exclusivement à la périphérie, et qu'il persiste souvent au centre une ou plusieurs granulations chromatiques. Dans ce cas, on croirait vraiment qu'au centre du noyau a pris place quelque Sporozoaire karyophage, et, de fait, le *Micrococ-*

[1] C'est le phénomène que Klebs et autres nomment *caryorhexis.*

[2] Flemming, *Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graafsches Follikel* (*Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1885, Anat. Abth.).

[3] Consulter surtout M. Heidenhain, *Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut* (*Pflüger's Arch. f. d. Ges. Physiol.*, vol. XLIII, suppl., 1888, p. 1-104), et M. Heidenhain, *Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen* (*Arch. Mikr. Anat.*, 1890, p. 173, pl. X-XIII).

[4] Lukjanow, *Beiträge zur Morphologie der Zelle* (*Arch. f. Anat. u. Physiol*, p. 66-90, pl. I-VII, 1887).

[5] Consulter à ce sujet les travaux de Hermann, de Drüner, et surtout le travail plus récent de P. Bouin, *Études sur l'évolution normale et l'involution du tube séminifère* (*Arch. Anat. Microscop.*, vol. I, 1897, p. 225-339, pl. XII-XIV).

cidium karyolyticum de Drüner[1], déjà décrit par Hermann, dans le testicule du Triton, comme une formation karyolytique, n'est peut-être pas plus un parasite que les productions que l'on voit dans les cellules cancéreuses, sarcomateuses ou cirrhotiques.

d. — Enfin, dans de nombreux cas, on peut signaler des métachromasies nucléaires. Les noyaux dégénérés présentent souvent ce virage de coloration; il n'est pas rare de trouver des sphérules nucléaires en pycnose, qui se colorent en rouge ou en bleu par le violet de gentiane, ou en bleu gris, gris, ou violet par la méthode de Benda.

Telles sont les principales modifications que présentent les dégénérescences des noyaux des oocytes pour devenir des Pseudozellen.

Il nous reste un mot à dire de ce que nous avons appelé la *plasmolyse* des oocytes, lorsque ce n'est plus simplement le noyau de l'oocyte, mais l'oocyte entier qui entre en dégénérescence[2]. Nous avons représenté de nombreux aspects de cette plasmolyse (pl. I, fig. 20). Cette plasmolyse se présente sous plusieurs formes :

a. *Hypertrophie de l'oocyte.* — Cette hypertrophie est variable, car, dans le gonophore à ce stade, on peut trouver des oocytes de toutes dimensions, et la dégénérescence ne me paraît pas liée absolument à l'hypertrophie.

b. *Transformation hyaloïde du protoplasma*, dans lequel toute structure figurée disparaît.

c. *Transformation vacuolaire du protoplasma.*

d. *Transformation granuleuse du protoplasma.*

e. *Pigmentation du protoplasma.* — Dans ces cas, la cellule se charge d'un pigment brun ou jaunâtre.

f. *Fragmentation du protoplasma.*

Il est évident que ces divers processus sont accompagnés par des

[1] L. Drüner, *Beiträge zur Kenntniss des Kern-und Zellendegeneration und ihrer Ursache* (*Jenaische Zeitschr.*, vol. XXVIII, 1894, p. 295, pl. XX-XXI).

[2] Ciamician (**79**, pl. XVIII, fig. 19) semble avoir vu de ces plasmolyses. Il représente, en effet, dans l'œuf mûr de *Tubularia*, des balles vitellines avec noyaux en dégénérescence, qui paraissent bien voisines des processus ici décrits.

dégénérescences nucléaires appartenant aux divers cas que nous avons étudiés précédemment. Il me paraît possible, bien que je n'aie pu le voir d'une façon certaine, que, dans quelques cas, il puisse se produire d'autres cellules par voie endogène (d'une façon analogue à ce qui se passe dans les tumeurs), certaines figures (pl. II, fig. 20) laissent penser qu'il en est peut-être ainsi; mais je ne puis l'affirmer d'une façon certaine.

Si nous résumons cette question des Pseudozellen, nous voyons que ce sont des éléments morts : oocytes entiers en plasmolyse, ou noyaux d'oocytes dégénérés; et que, très vraisemblablement, ces Pseudozellen de l'œuf des Hydraires jouent, comme l'ont pensé la plupart des auteurs, le rôle de globules vitellins ou de balles vitellines, constituant par conséquent les éléments de réserve de l'œuf mûr.

L'AMITOSE DANS LES NOYAUX DES OOCYTES.

Nous avons déjà fait remarquer (p. 15) que les noyaux des oocytes, avant de disparaître, subissaient une amitose à caractères très spéciaux.

Disons tout d'abord que les anciens auteurs (Allmann, Ciamician, Korotnef, etc.), bien qu'ayant observé cette division de noyaux, ne l'indiquent que très vaguement comme une fragmentation des Pseudozellen. Döflein (**96**, p. 70) seul a bien vu cette amitose qu'il a même figurée ; il a vu également la division du karyosome, mais ses figures ne me paraissent pas très exactes, et les faits en eux-mêmes sont plus compliqués.

Disons tout de suite que cette division amitotique s'observe de la même façon dans les oocytes des *Myriothela* que dans ceux de *Tubularia*.

L'amitose se produit au moment où l'oocyte, par suite de la croissance, augmente beaucoup de volume. Le noyau suit cet accroissement et devient quelquefois quinze ou vingt fois plus grand que celui de l'oocyte originel. Du reste, le volume de l'oocyte et du noyau n'a

aucune influence sur le moment de l'amitose qui peut se produire à un moment quelconque. A ce moment, le karyosome est sphérique, volumineux, toujours très chromatique, mais à chromatine moins dense au centre qu'à la périphérie, de sorte que la couche externe se colore plus fortement. La coloration, quoique intensive, laisse, du reste, une certaine réfringence (à l'état frais, le karyosome semble hyalin et très réfringent). A chaque pôle du karyosome on voit un petit renflement chromatique, quelquefois plusieurs, et le karyosome semble, en quelque sorte, tendu par un filament directeur. Sa place est, d'ailleurs, quelconque par rapport au noyau. Le noyau lui-même est sphérique ou ovoïde, mais souvent de contours irréguliers, et renferme de nombreuses granulations chromatiques, mais aussi beaucoup d'hyaloplasma. Le cytoplasme de l'oocyte, fortement granuleux et colorable, ne laisse voir aucune trace de centrosome ni d'archoplasme[1]. A ce moment le noyau s'allonge, s'étrangle en son milieu, et la constriction devenant plus forte, se divise en deux. C'est là un fait des plus banals. Le point intéressant est le rôle que joue le karyosome. Ce karyosome devient, de contours irréguliers, à arêtes tranchantes, cristalloïdes, parfois prismatiques. Il ne cesse pas pour cela d'avoir aux deux pôles ses deux granules chromatiques directeurs qui sont toujours très réfringents et d'être porté par un filament directeur. Puis il augmente beaucoup de volume, tout en changeant de forme et en s'allongeant. Il devient ovoïde, ou rhomboédrique, ou biconique, et son grand axe est toujours dans le prolongement du filament et des granules directeurs. Parfois il semble que le filament directeur se prolonge à l'intérieur du karyosome, mais je n'ai pu le voir d'une façon nette. Finalement, le karyosome s'étrangle par le milieu et se divise en deux karyosomes accompagnés chacun

[1] Tous les matériaux étaient fixés soit au liquide de Flemming, soit au sublimé acétique. Les colorations ont été obtenues soit par la safranine-vert-lumière (M. de Benda), soit par le violet de gentiane, aniline et carmin boracique, soit par l'hématoxyline au fer de Heidenhain. C'est cette dernière méthode qui nous a donné les images les plus nettes des divers processus amitotiques.

de son granule directeur. Ordinairement la division est égale; cependant (rarement, il est vrai), je l'ai vue aussi inégale.

Il y a donc division du noyau et division du karyosome. Mais, le fait intéressant, c'est que la division du karyosome et celle du noyau peuvent ne pas se correspondre. Tantôt la division du karyosome se fait en même temps que celle du noyau et suivant le même axe : dans ce cas, chaque noyau fille emporte avec lui un karyosome fille. Mais très souvent il n'en est pas ainsi. En même temps que les noyaux se divisent, les karyosomes se divisent aussi, mais dans un sens perpendiculaire, de telle sorte qu'un des noyaux filles a deux karyosomes, l'autre n'en a pas. D'autres fois le karyosome ne se divise pas quand le noyau se divise, mais se divise seulement après la division. Du reste, il arrive rarement que le karyosome se trouve au centre ou dans l'axe du noyau.

Le noyau d'un même oocyte peut se diviser ainsi deux ou trois fois de suite, et l'on peut avoir des oocytes à trois ou quatre noyaux.

J'insiste encore sur ce point que, dans cette division, je n'ai pu voir trace de centrosome, ni d'archoplasme, ni d'aucune formation de ce genre.

Comment faut-il envisager cette division amitotique nucléo-nucléolaire ?

Tout d'abord les exemples d'amitose du noyau avec amitose du nucléole ne paraissent pas fréquents.

Il faut en distinguer de deux sortes :

Tantôt le nucléole se divise directement par amitose. C'est là un cas assez rare. Blochmann[1] semble avoir vu dans le blastoderme du Scorpion des divisions du nucléole. Preusse[2], plus récemment, dans l'ovaire des Hémiptères, a observé aussi des divisions amitotiques du noyau précédées de l'amitose du nucléole. Le nucléole, ici, a

[1] Blochmann, *Ueber direkte Kerntheilung in der Embryonalhülle der Skorpion* (*Morphol. Jahrbuch.*, vol. X, 1885).

[2] Preusse, *Ueber die amitotische Kerntheilung in den Ovarien der Hemipteren* (*Zeits. Wiss. Zool.*, vol. LIX, p. 305-349, pl. XIX-XX, 1895).

l'aspect cristalloïde et est nettement chromatique. Les observations de vom Rath[1] sont encore plus éloignées de ce qui se passe dans nos Hydraires : il y a bien, dans les glandes de l'*Anilocra*, de l'*Oniscus*, du *Porcellio*, etc., étranglement en biscuit du nucléole, mais cet étranglement et cette division sont accompagnés de phénomènes très spéciaux. Plus voisins des faits que nous avons observés sont ceux que Frenzel[2] a vus dans l'intestin des Crustacés et qu'il appelle *nukleoläre Kernhalbierung*. Ses figures (pl. 25) sont très nettes, mais, comme l'a du reste fait remarquer vom Rath, les nucléoles de Frenzel ne sont pas chromatiques; par la méthode de Benda, ils se colorent en violet, tandis que nos nucléoles sont violemment rouges par la même méthode.

A côté de ces divers exemples, nous trouvons dans Platner, Carnoy, etc., de nombreux exemples d'amitoses du noyau ; mais, partout, la division du nucléole est mitotique, et ces amitoses nucléo-nucléolaires sont en réalité des passages entre les phénomènes franchement mitotiques et amitotiques.

La question à chercher est donc celle-ci : y a-t-il vraiment dans nos observations une amitose du nucléole, ou cette amitose est-elle en réalité une mitose déguisée ?

D'après les descriptions que nous avons données, le nucléole grandit, s'accroît beaucoup et s'étrangle; mais il est impossible de voir là une véritable scission de deux chromosomes. Le filament et les corpuscules directeurs ont probablement un rôle mécanique dans la scission, mais ces corpuscules directeurs ne sont probablement que des nucléoles accessoires semblables à ceux que l'on rencontre dans tant de cellules et qu'on pourrait peut-être homologuer à ceux que Frenzel (**93**, pl. 25, fig. 13, 18, 19, 26 et 28) figure aux pôles de ses

[1] Vom Rath, *Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von* Anilocra mediterranea *Leach, und die Amitosenfrage im Allgemeines* (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, vol. LX, p. 1-90, pl. I-III. 1895).

[2] Frenzel, *Die nukleoläre Kernhalbierung* (*Biolog. Centralbl.*, vol. XI, 1891). — *Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebses und die amitotische Zelltheilung* (*Arch. f. Mikr. Anat.*, vol. XLI, 1893, p. 389).

nucléoles, et qu'on retrouve si souvent dans les œufs (Leydig, Flemming, etc.), aussi bien que dans les spermatogonies (Hermann) et même dans les cellules du foie des Mollusques[1] et des Crustacés. Bien que le rôle de ces corpuscules directeurs paraisse important, on ne peut guère leur attribuer la valeur de *nucléocentres* et l'on doit les considérer plutôt comme des nucléoles *accessoires*. D'autre part, le filament directeur n'est probablement qu'un fil de linine sur lequel le karyosome est placé. D'ailleurs, il faut noter : 1° que la chromatine du noyau est loin de s'être réfugiée exclusivement dans le karyosome, qu'il existe des renflements chromatiques dans tout le noyau ; 2° que le karyosome, par son aspect hyalin, cristalloïde souvent, par sa coloration intensive, par sa délimitation (?) en deux couches concentriques, semble plutôt avoir des caractères dégénératifs, voisins notamment de ceux qui se produisent dans la pycnose des noyaux (p. 14) ; 3° que la division du noyau et du karyosome ne se correspond pas. Pour ces diverses raisons, je me rallierai plutôt à l'hypothèse qu'il y a amitose du karyosome, simple fragmentation régressive.

On sait que deux opinions partagent à ce sujet les cytologistes : pour les uns (Ziegler, Flemming, etc.), l'amitose est un processus de régression, nettement dégénératif ; pour les autres (Preusse, Sabatier, Reinhard), qui ont vu des amitoses dans des tissus jeunes comme les oogonies ou les spermatogonies des Crustacés, des Sélaciens, des Hémiptères, l'amitose est une division à caractères primitifs. Une opinion intermédiaire, soutenue notamment par Guignard, Strasburger, Henneguy et Balbiani[1], est que l'amitose, sans être pour cela un processus primitif, n'est cependant pas toujours pour les noyaux un signe de sénescence.

En ce qui regarde les noyaux des oocytes des *Myriothela* et *Tubularia*, nous devons penser à une amitose dégénérative. L'amitose,

[1] Lönberg, *Kernstudien* (*Föreningens Förhandlingar*, vol. IV, p. 82-98, fig. 5, 1892).
[2] Henneguy et Balbiani, in *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, vol CXXIII, p. 264, 1896.

ici, précède toujours la dégénérescence des noyaux, soit dans les oocytes, soit dans les aires plasmodiales. Les oocytes ont bien, il est vrai, la signification d'un tissu jeune, de caractère épithélial, véritable plasma germinatif; mais leurs noyaux sont destinés à disparaître par une régression qui peut déjà se produire dans les oocytes non fusionnés aux aires plasmodiales. Il nous paraît donc rationnel de penser que l'amitose, dans ce cas du moins, est un processus vraiment dégénératif, que la division du karyosome est une fragmentation dégénérative et que l'amitose sonne vraiment, pour les noyaux des oocytes, le « glas funèbre ».

CONCLUSIONS.

Nous allons essayer de résumer les conclusions qui paraissent se déduire des faits exposés précédemment.

1° — Tout d'abord, l'œuf, chez *Myriothela* et *Tubularia*, dérive-t-il d'une seule cellule, différenciée à l'origine, ou d'un groupe cellulaire plasmodial ? La question est difficile à trancher. Cependant, je ne crois pas que le point de départ de l'œuf soit un seul oocyte. Je ferais remarquer (ce qu'a déjà fait Grönberg [**97**]) que les aires plasmodiales originelles diffèrent beaucoup, par leur cytoplasme largement vacuolaire, des oocytes ordinaires; ce qui montre qu'elles se sont considérablement accrues, par assimilation de substances nutritives et non pas seulement par fusion avec d'autres oocytes (pl. I, fig. 2). D'autre part, ces aires plasmodiales renferment toujours quelques noyaux, indice d'un plasmodium originel. Si l'on considère le gonophore à un stade très jeune, on peut remarquer qu'il y a, il est vrai, des noyaux déjà différenciés, plus volumineux, et qui sont le départ d'aires plasmodiales. Mais ces points de départ sont nombreux, et l'on ne peut dire qu'il y ait vraiment, dès l'origine, une cellule prédestinée à agglomérer les autres et à former l'œuf. Ce qui est vrai pour l'origine des aires plasmodiales l'est également pour la fusion des aires plasmodiales en vue de former l'œuf définitif. Dans le premier mode (p. 6), la question est toute tranchée, et l'œuf

est nettement plasmodial dès l'origine. La question ne me paraît pas davantage douteuse pour le deuxième mode. La fusion des oocytes en vue de former les aires plasmodiales marche parallèlement avec l'accroissement propre de ces aires plasmodiales. Je ne crois pas, en résumé, que l'œuf dérive d'une cellule unique, et je crois pouvoir émettre cette proposition :

L'œuf des Myriothela *et* Tubularia *est, dès l'origine, plasmodial.*

2° — Nous avons vu que les divers modes de formation de l'œuf, chez *Myriothela* et *Tubularia*, se laissaient ramener à une fusion plasmodiale. Directement ou indirectement, les oocytes se fusionnent pour former l'œuf : leurs cytoplasmes s'additionnent pour donner le cytoplasme de l'œuf, et tous les noyaux dégénèrent, sauf un seul qui formera le noyau de l'œuf. En effet, on ne peut dire que, même dans le deuxième mode (p. 8), il y ait phagocytose, en ce qui regarde les cellules : il n'y a pas digestion d'une cellule par une autre cellule ; qu'il s'agisse de deux oocytes égaux ou d'un oocyte et d'une aire plasmodiale, il y a simple addition des cytoplasmes. Je n'ai jamais constaté que des oocytes fussent incorporés et digérés par les aires plasmodiales. On ne peut donc pas dire qu'il y ait vraiment phagocytose en ce qui regarde le plasma des oocytes.

Les figures 10 et 11 de la planche I montrent nettement des oocytes se fusionnant avec des masses plasmodiales, mais on ne peut dire que leur cytoplasme est absorbé. Il y a simplement addition de cytoplasmes.

Reste la question des noyaux. Ceux-ci sont nettement digérés par le cytoplasme du plasmodium. Mais il faut noter que, très souvent, les noyaux des oocytes libres sont déjà en dégénérescence avant que les oocytes eux-mêmes soient fusionnés. Du reste, que les noyaux soient normaux ou déjà en dégénérescence, ils n'en sont pas moins digérés, et il est fréquent de les trouver inclus dans des vacuoles du cytoplasma de l'œuf ou des aires plasmodiales : c'est une vraie digestion intracellulaire.

En résumé, on peut dire que :

Dans l'œuf des Myriothela *et* Tubularia, *les processus phagocytaires n'interviennent vraisemblablement que pour les noyaux des oocytes; ces noyaux dégénérés ne sont autre chose que les Pseudozellen de Kleinenberg.*

3° Dans l'œuf, tous les noyaux des oocytes dégénèrent et il n'en reste qu'un, le noyau de l'œuf. Chez *Myriothela*, le noyau qui persiste est toujours placé dans l'axe du gonophore, c'est-à-dire près du point d'ouverture du gonophore. Chez *Tubularia*, il se trouve en un point plus variable, mais ordinairement central ou subcentral. Dans ce dernier genre, le noyau est toujours bien visible. J'avoue que, souvent, il m'a échappé chez *Myriothela*, lorsque l'œuf est mûr; il y a du reste dans les premiers stades de la segmentation de l'œuf vue seulement par Korotneff, bien des points douteux et qui demanderaient de nouvelles recherches.

Quoi qu'il en soit, *le noyau qui deviendra le noyau de l'œuf semble, dès l'origine, déterminé par sa situation dans le gonophore.*

4° La question des causes qui déterminent cette formation si particulière de l'œuf est très obscure. Il est, en tout cas, certain que les oocytes ne se fusionnent pas sous l'influence d'une compression. Comme je le disais au début, ces cellules sont libres dans la cavité du gonophore, leur accroissement en volume est relativement faible par rapport à la rapidité de l'accroissement des autres parties du gonophore. Elles sont donc surtout comprimées dans la partie basale du gonophore : or, c'est précisément en ce point que la fusion est la plus tardive. Au contraire, c'est au voisinage du spadice que la fusion et l'accroissement des oocytes, en un mot la formation des aires plasmodiales, se produisent tout d'abord. Lorsque les oocytes ont commencé à se fusionner, l'accroissement et la vacuolisation des aires plasmodiales ainsi formées est très rapide, et c'est grâce à cet accroissement que l'œuf arrive à remplir toute la cavité du gonophore qui ne saurait être comblé par le simple fusionnement des oocytes primitifs. Si l'on ajoute que les cellules endodermiques du spadice sont toujours en état de fonction active, qu'elles sont toujours bourrées

de granulations, qu'en un mot la digestion paraît très active dans tous les diverticules endodermiques qui forment les spadices, on peut conclure que l'accroissement et peut-être aussi l'activité propre des oocytes ou des aires plasmodiales sont en rapport direct avec la nutrition de l'Hydraire. On peut dire également que l'assimilation a certainement une influence considérable sur les phénomènes chimiques qui se passent dans les oocytes. La dégénérescence des noyaux dans les oocytes avant le fusionnement en est un signe certain.

Ce n'est pas seulement sur le cytoplasma que la nutrition par le spadice a son importance ; c'est aussi sur les noyaux. Certains de ces noyaux, qui deviendront les noyaux des aires plasmodiales, grandissent beaucoup, pendant que les autres noyaux dans la sphère d'influence des premiers, dégénèrent progressivement et sont alors digérés. Lorsque les aires plasmodiales se fusionnent pour former l'œuf, la même lutte se produit entre leurs noyaux pour former le noyau de l'œuf.

D'ailleurs, il ne faut pas se dissimuler que toute cette physiologie spéciale est difficile à élucider, et qu'on peut à peine entrevoir une cause directrice.

Quant à la question des causes du fusionnement des oocytes, elle est tout aussi obscure. Comme je le disais plus haut, cette cause n'est pas la compression des oocytes dans un espace restreint. Je serais plutôt tenté d'y voir un de ces phénomènes complexes d'attractions classés sous le nom de *cytotactisme*. Parmi les phénomènes cytotactiques qui désignent simplement les attractions produites entre cellules, il y en a toute une classe, l'*adelphotactisme*[1] de Hartog, qui répond assez bien aux phénomènes que nous observons chez nos Hydraires.

On peut définir l'*adelphotactisme*, une forme spéciale d'irritabilité qui porte des cellules-sœurs ou des cellules de même origine embryologique, à prendre une position définie les unes vis-à-vis des

[1] Consulter : A. LABBÉ, *la Cytologie expérimentale*, 1898, p. 122 et suivantes.

autres. Exemples : les blastomères isolés de *Rana fusca*, qui viennent se réunir après avoir été séparés (Roux); les zoospores des *Ectocarpus* qui se juxtaposent (Sauvageau); les amœbocytes dans la cavité générale de nombreux Métazoaires, qui, attirés par une même cause (parasite, etc.), viennent former une masse commune. L'adelphotactisme peut produire des plasmodia ; on peut citer beaucoup d'exemples, dont le plus classique est celui des Myxomycètes.

Il est évident que nos plasmodia d'oocytes rentrent dans cette catégorie. On ne peut établir beaucoup de distinction entre la fusion de deux oocytes équivalents et la fusion d'un oocyte avec une aire plasmodiale : mais il y a une différence. Dans tous les cas précédents, chaque cellule garde son noyau, ou s'il y a fusion, le noyau reste à la place où il devrait être si la membrane cellulaire existait encore. Il y a encore une autre distinction. Vis-à-vis l'un de l'autre, deux oocytes jouissent d'un adelphotactisme équivalent, surtout dans le premier mode où ils sont également actifs et amœboïdes. Mais prenons une aire plasmodiale et un oocyte. L'oocyte, qu'il ait un noyau normal ou dégénéré, reste passif, et c'est l'aire plasmodiale qui l'attire par ses pseudopodes, de façon à se fusionner avec lui. Il est vrai que, dans le cas où le noyau de l'oocyte est dégénéré, on peut dire que l'oocyte n'est plus en état de vivre sans noyau et ne peut manifester l'activité nécessaire à l'adelphotactisme.

En résumé, il y a attraction adelphotactique, et c'est là l'origine du plasmodium. Malheureusement, il ne faut pas se dissimuler que l'*adelphotactisme* est un mot qui peut servir de cadre à une série de faits, mais qui n'explique rien. Probablement, il y a dans tous ces phénomènes des causes chimiotactiques, mais s'il y a des effets chimiques certains, nous ne les connaissons pas.

Ce qui est le plus certain, c'est l'influence directe que paraît avoir la fusion sur les oocytes. Nous avons vu plus haut que le cytoplasma changeait de nature, et qu'il en résultait une phase d'accroissement propre. *Van Rees* avait pensé que la fécondation était, du moins au début de l'ontogenèse, une sorte de phagocytose, dans laquelle

deux gamètes de même nature additionnaient leurs cytoplasmes et trouvaient dans cette fusion un regain d'énergie vitale. Si l'on note que les oocytes sont des cellules sexuelles non mûres, incapables de vivre par elles-mêmes et forcées de se fusionner pour vivre, que l'adelphotactisme qu'ils éprouvent les uns pour les autres n'est pas éloigné de l'attraction sexuelle, on peut penser, sans pousser du reste trop loin l'homologie, que ces oocytes trouvent dans la fusion une surexcitation d'activité vitale nécessaire à la constitution définitive de l'œuf.

5° — Une autre question se pose : est-il possible de ramener le mode de formation de l'œuf des *Tubularia* et *Myriothela* au cycle bien connu de l'ovogenèse de la plupart des Métazoaires ? Je ne le pense pas. Je ne crois pas qu'il soit possible d'homologuer les divers aspects successifs de l'œuf aux oocytes de premier, deuxième ordre, etc. Il y a bien des générations successives de noyaux, mais l'assimilation me paraît difficile.

6° — Bien que le mode de formation de l'œuf soit assez exceptionnel, cependant il est possible de trouver chez les autres Hydraires et chez les autres Métazoaires, des exemples sinon identiques, du moins assez voisins.

Chez les autres Hydraires, l'œuf est une cellule unique, en général, mais il y a toujours des Pseudozellen, qui, probablement par phagocytose, sont assimilés par l'œuf et dont les noyaux persistent. Cependant j'ai pu voir dans d'autres genres (*Coryne*, par exemple), que l'œuf paraît s'élaborer aussi aux dépens d'un plasmodium germinatif (Allman, **71**, p. 149). Des phénomènes analogues me paraissent aussi exister dans le genre *Clava*. Les genres *Myriothela* et *Tubularia* ne seraient donc pas un cas unique.

Les exemples sont, du reste, nombreux chez d'autres Métazoaires d'un œuf qui absorbe d'autres cellules.

Je ne citerai que l'exemple classique de Weismann qui, chez les Daphnies, a constaté que, sur les quatre ovules de la chambre ovarique de l'œuf d'hiver, un seul, le troisième, se développait en ab-

sorbant les autres. Chez les *Moïna*, les ovules des chambres voisines sont aussi absorbés.

Mais, dans la plupart de ces cas, il paraît y avoir véritable phagocytose, c'est-à-dire absorption de cellules vitellines. Chez nos Hydraires, il n'y a pas de distinction à faire (quoi qu'en disent Grönberg, Döflein et la plupart des auteurs) entre des cellules ovulaires et des cellules vitellines : il n'y a pas phagocytose absolue. Mais on ne saurait assez mettre en lumière par quelles transitions insensibles les phénomènes phagocytaires et les phénomènes de fusion simple sont en correspondance. Toute l'embryologie paraît vraiment dominée par ces phénomènes et par les tactismes spéciaux, et ce sera toujours un titre de gloire pour Metschnikov d'avoir su les mettre en lumière.

7° — Au fond, pour étranges qu'ils soient, tous ces modes de formations d'œufs ne paraissent pas avoir une importance capitale. Que l'œuf soit une cellule dérivée d'une lignée cellulaire (comme dans le cas normal) ou une cellule dérivée d'un plasmodium (comme dans le cas de nos Hydraires) ou d'un blastomère isolé ou même d'un fragment de cellule (comme dans les expériences de Boveri et de Delage), le résultat n'en est pas moins identique.

Chez *Tubularia* et *Myriothela*, nous voyons des modes variés de formation de l'œuf ; il y a un véritable plasma germinatif (non au sens de Weismann) qui, par des processus variables, arrive à donner un œuf unique dans lequel persiste un seul noyau et dans lequel le vitellus est représenté par les Pseudozellen (cellules des noyaux dégénérés).

Il peut y avoir, en somme, dans l'ovogenèse, autant de variantes que dans la segmentation.

L'ovogenèse n'est que la constitution, par des modes variables, d'une cellule différenciée : l'œuf, comme la segmentation, n'est que la répartition, suivant des modes tout aussi variables, du matériel embryonnaire que cet œuf possède.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1871. Allman (G.-J.). *A Monograph of the gymnoblastic or Tubularian hydroïds.* London.

1875. — *On the structure and development of Myriothela* (*Philos. Transact.*, vol. CLXV, p. 549-576, pl. LV-LVIII).

1891. Brauer (A.). *Ueber die Entwicklung von* Hydra (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, vol. LII, p. 169-217, pl. IX-XII).

1891. — *Ueber die Entstehung der Geschlechtsprodukte von* Tubularia mesembryanthemum, Allm. (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, vol. LII, p. 551-580, pl. XXXIII-XXXV).

1878. Ciamician (J.). *Zur Frage über die Entstehung des Geschlechtstoffe bei den Hydroïden* (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, vol. XXX).

1879. — *Ueber den feineren Bau und die Entwicklung von* Tubularia mesembryanthemum (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, vol. XXXII, p. 323-340, pl. XXVIII-XXIX).

1896. Döflein (Fr.). *Die Eibildung bei* Tubularia (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, vol. XLII, p. 61-73, pl. II).

1897. Grönberg. *Beiträge zur Kenntniss der Gattung* Tubularia (*Zool. Jahrb. Abth. morphol.*, vol. XI, p. 61-76, pl. IV-V).

1882. Hamann (O.). *Der Organismus der Hydropolypen* (*Iena. Zeitschr.*, vol. XV).

1882. — *Studien über Cœlenteraten* (*Iena. Zeitschr.*, vol. XV).

1887. — *Die Urkeimzellen* (*Ureier im Tierreich und ihre Bedeutung* (*Iena. Zeitschr.*, vol. XXI, p. 516-538).

1891. Hardy (W.-B.). *On some points in the histology and development of* Myriothela phrygia (*Quart. Journ. Micr. Sc. N. S.*, vol. XXXII, p. 505-539, pl. XXXVI-XXXVII).

1887. Hartlaub. *Zur Kenntniss der Cladonemiden* (*Zool. Anz.*, vol. X, p. 651-658).

1872. Kleinenberg (N.). *Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig.

1888. Korotnev (A.). *Contribution à l'étude des Hydraires* (*Arch. zool. exp. et gén.*, 2e sér., vol. VI, p. 21-31, pl. I-II).

1899. Labbé (A.). *La Formation de l'œuf dans les genres* Myriothela *et* Tubularia (*C. R. Ac. Sc.*, avril 1899).

1874. Metschnikov (El.). *Studien über Entwicklungesgschichte der Medusen und Siphonophoren* (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, vol. XXIV).

1893. Nussbaum (M.). *Ueber geschlechtsentwicklung bei Polypen* (*Verhandl. nat. ver. preuss. Rheinl.*, vol. XLIX [*Médic. sect.*], p. 40-41.)

1887. Tichomirov. *Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroïden* (*Nachtr. d. k. ges. Liebh. Naturst. Anthrop. n. Ethnogr.* Moscou, 1887).

1888. Varenne (A. de). *Recherches sur la reproduction des Polypes hydraires* (*Arch. zool. expér.*, vol. X, p. 611, pl. XXX-XXXVIII).

1880. Weismann (A.). *Ueber den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroïden* (*Zool. Anz.*, n° 61).

1880. — *Zur Frage nach des Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroïden* (*Zool. Anz.*, n° 55).

1885. — *Die Entstehungs der Sexualzellen bei Hydromedusen* (*Biol. Centralb.*, n° 4).

EXPLICATION DES PLANCHES.

Lettres communes à toutes les figures.

ec. ectoderme.
en, endoderme.
g, gonophore.
sp. spadice.
o_1, oocytes.
o_2, aires plasmodiales.
n, noyaux des oocytes.
v, vacuoles.
pg, oocytes en plasmolyse.
ov, oocytes en plasmolyse formant des balles vitellines.
k, noyaux en karyolyse.

PLANCHE I.

Fig. 1. *Myriothela*, coupe d'un gonophore jeune.
2. Oocytes de *Tubularia*.
3. Oocytes de *Myriothela* en voie d'accroissement et d'amitose.
4. *Myriothela*, partie d'une aire plasmodiale avec noyaux en voie de dissolution dans le cytoplasme.
5. *a-p*, divers stades de l'amitose dans les oocytes.
6. Oocytes de *Myriothela*, amœboïdes, unissant leurs pseudopodes.
7. Oocytes de *Myriothela* unis en plasmodium. Deux des noyaux sont en voie d'accroissement.
8. Coupe d'un gonophore de *Myriothela* montrant la fusion plasmodiale totale des oocytes.
9. Partie d'une coupe de gonophore de *Myriothela*, montrant deux aires plasmodiales en voie d'accroissement et des oocytes se fusionnant; le noyau de l'un d'eux est en amitose.
10-11. Bords d'aires plasmodiales de *Tubularia* montrant le fusionnement des oocytes.
12. Coupe transversale d'un gonophore de *Myriothela* montrant les aires plasmodiales.

PLANCHE II.

Fig. 13. Coupe transversale d'un gonophore de *Myriothela* montrant les aires plasmodiales fusionnées.
14. Coupe transversale d'un gonophore de *Tubularia* montrant trois générations d'œufs. A la partie centrale, un œuf demi-formé; en haut, une aire plasmodiale avec nombreux noyaux en karyolyse; en bas, des oocytes jeunes encore libres.
15-16. Bord d'une aire plasmodiale de *Tubularia* montrant des oocytes marginaux dont les noyaux sont en voie de karyolyse.
17. *Myriothela*, une aire plasmodiale avec nombreux noyaux en karyolyse.
18. Aire plasmodiale de *Tubularia* avec nombreux noyaux en karyolyse.
19. Coupe longitudinale d'un gonophore de *Tubularia* montrant à la partie inférieure une aire plasmolytique et à la partie supérieure des oocytes jeunes encore commençant à se fusionner.
20. Détail du précédent, montrant les oocytes normaux voisins du spadice et de nombreux stades de dégénérescence plasmolytique. (Fixation au Flemming, coloration au violet de gentiane.)
21. Coupe d'un œuf de *Myriothela* presque mûr, après plasmolyse (hématoxyline au fer de Heidenhain) montrant les balles vitellines centrales.

DES ORGANES DE LA REPRODUCTION

DE

L'*ANCYLUS FLUVIATILIS*

PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS
De l'Institut.

I

Ce n'est pas chose facile que de donner une description simple, exacte dans ses interprétations, claire en voulant être comparative, des organes reproducteurs des Gastéropodes hermaphrodites dans toute la série présentant ce caractère.

Aussi voit-on des zoologistes décrire ces organes dans leur ensemble, d'après une espèce prise souvent au hasard comme type, généraliser ce qu'ils ont vu sans avoir établi de comparaisons suffisamment nombreuses et arriver ainsi, sinon à des erreurs graves, du moins, à de fausses interprétations, qui, reprises en sous-œuvre par d'autres naturalistes, se propagent d'ouvrage en ouvrage après avoir été simplement modifiées dans leur forme pour leur donner un regain de nouveauté, mais qu'il est parfois difficile d'interpréter et d'appliquer aux espèces qu'on a sous les yeux.

En retour, à côté de descriptions basées non sur des recherches nouvelles, mais sur des interprétations personnelles, on rencontre des considérations dites de *zoologie générale* ou de *philosophie naturelle*, que l'on croit telles parce que l'on cherche à estimer ce que furent les organes archaïques dans leurs formes primitives, peu à

peu modifiées par les progrès de l'évolution ayant conduit aux formes actuelles.

Que furent ces organes à l'origine? Que sont-ils devenus dans le temps? Comment se sont-ils modifiés progressivement? Telles sont les questions qui, pour être résolues, n'ont souvent pour point de départ que des recherches trop limitées. Et quoiqu'il ne s'agisse ici que des organes reproducteurs, on peut, sans crainte d'être taxé d'exagération, dire que c'est sur toutes les parties des organismes et plus particulièrement sur le système nerveux que l'ingéniosité des théoriciens s'est exercée.

Inutile d'ajouter que, dans ces considérations d'ordre purement systématique, le caractère de l'esprit des auteurs se montre sous son véritable jour, et que les théories conduisant à des hypothèses transformées en lois pour les besoins des démonstrations s'écroulent, le plus souvent, quand elles sont soumises à l'épreuve de l'observation poussée jusque dans ses dernières limites.

C'est ainsi que se font les traités où se répètent, avec des formes différentes, des erreurs causées par les fausses conceptions dérivant des interprétations de faits non suffisamment démontrés, non découverts par les auteurs mêmes, et que, pour rendre plus simples, plus clairs, on a modifiés en les adaptant à des idées préconçues.

Ne serait-il pas plus avantageux pour la science de décrire d'abord, aussi complètement que possible, un type simple, heureusement choisi et non pris au hasard, pouvant servir de terme de comparaison et qui, devenant point de départ, conduirait à des descriptions comparatives et générales, d'où découleraient des déductions importantes révélant elles-mêmes les données d'une saine morphologie, basée alors sur des faits vrais, réellement observés, et non sur ces spéculations qui semblent faire avancer la science alors qu'elles l'encombrent d'opinions diverses, de prétendues lois, qui s'évanouissent quand on les soumet à l'expérimentation?

Pour l'étude rationnelle de l'appareil reproducteur des Gastéropodes hermaphrodites, il est difficile de trouver un exemple plus

favorable et plus utile à connaître que celui que nous offre l'Ancyle.

Dans quelques espèces, il y a un luxe extraordinaire d'organes accessoires, ce qui peut conduire à la confusion ; tandis qu'ici tout est clairement disposé, tout est relativement simple.

Cet exemple m'a fréquemment servi dans mes cours de la Sorbonne sur les Mollusques. J'en ai même esquissé le plan général dans une note présentée à l'Académie des sciences [1]. Comme cette note est peut-être passée inaperçue, je crois utile de l'exposer plus complètement en l'accompagnant de figures qui en rendront la description claire et démonstrative.

J'observerai d'abord que quelques-uns des auteurs s'étant occupés des organes génitaux des Gastéropodes ont donné à leurs différentes parties des noms rappelant ceux qui, depuis bien longtemps, ont été appliqués aux parties constituantes des mêmes organes chez l'homme et chez les Vertébrés surtout supérieurs. La valeur de plusieurs de ces noms, tels qu'*ovaires* et *testicules*, réservés aux organes produisant l'œuf et le spermatozoïde, ne peut faire aucun doute ; celle des mots *oviductes* et *spermiductes* est dans le même cas.

Mais quand, pour désigner les glandes ou les autres parties accessoires, on a voulu employer les noms de *prostate*, d'*utérus*, etc., empruntés à l'anatomie des Mammifères, on est arrivé à des idées absolument fausses en supposant des fonctions identiques dans les deux groupes, comme semblerait l'indiquer la nomenclature.

Il est presque inutile de faire remarquer que pas une observation sérieuse n'a servi à confirmer la comparaison que pouvaient faire naître dans l'esprit ces termes empruntés à l'anatomie humaine. Aussi me semble-t-il, pour l'étude du type qui va nous occuper, inutile d'employer les termes que l'on trouve dans une foule de ces travaux de malacologie faits par compilation.

Dans l'appareil génital de l'Ancyle, comme dans les autres types quels qu'ils soient, avec des variétés de formes sans nombre, sui-

[1] On en trouve le résumé dans le volume CXVIII des *Comptes rendus de l'Académie*, année 1894, t. I, p. 560.

vant les espèces, les relations des sexes, etc., et quelles que soient les conditions particulières ou générales, on rencontre toujours trois parties distinctes :

Une première, fondamentale, produisant les germes des éléments sexuels;

Une seconde, assurant la rencontre des éléments mâle et femelle ;

Une troisième, enfin, comprenant tous les organes adjuvants destinés à assurer et favoriser la fécondation ou le développement des germes.

Les noms seuls suffisent à rappeler et caractériser ces distinctions:

A. Ovaires et testicules ;

B. Organes copulateurs;

C. Organes accessoires, servant à protéger ou à nourrir les produits fécondés.

Voilà les trois ordres des parties qu'il faut étudier successivement.

L'Ancyle étant hermaphrodite, la glande fondamentale présente un mélange des parties ovariennes et testiculaires.

Les produits qu'elle fournit s'en échappent par un canal unique, l'*ovospermiducte*, qui se rend dans une dilatation terminale de son premier parcours, qu'on peut considérer comme un *carrefour* où peuvent se rencontrer ou bien se séparer des produits ou éléments y arrivant par des voies diverses, ou s'éloigner après avoir cheminé côte à côte. C'est là que le liquide nourricier vient se joindre aux germes qu'il doit nourrir.

A partir de ce carrefour, de cette sorte de *crible* séparateur des éléments sexuels, tous les organes accessoires ou adjuvants sont distincts, et la séparation des sexes commence en ce point important, désigné par la lettre C dans les différentes figures.

Or, suivant les conditions dans lesquelles se produisent les pontes, la forme des coques ou enveloppes des germes est infiniment variée chez les hermaphrodites, et les organes destinés à les modeler sont,

dans la série des espèces, infiniment différents par leur composition, leur physionomie, comme par leur disposition générale.

Il importe donc de bien s'entendre d'abord sur un type, comme je le disais en commençant, et l'Ancyle suffit à cette tâche.

Le classique Escargot, dont on voit reproduire si souvent les dessins dans les ouvrages dits *élémentaires*, est, à quelques égards, très difficile à interpréter. Il présente, pour ne citer qu'un fait, un luxe extrême dans le nombre de ses parties accessoires. Combien, par exemple, sont nombreuses ses vésicules multifides? Pourquoi prendre ce type comme point de départ, comme terme de comparaison?

Nous nous trouvons en face de quelques questions précises qu'il faut résoudre tout d'abord : origine des éléments reproducteurs, organes conduisant ces éléments à leur rencontre, enfin, nourriture et protection du jeune jusqu'au moment où, suffisamment développé, il peut naître viable.

Mais avant d'arriver aux descriptions techniques, quelques remarques sont encore nécessaires.

II

Le présent travail est de ceux qui, aux yeux des théoriciens de pure race, n'ont aucun intérêt et ne peuvent plus servir à grand'-chose, puisqu'ils ne font connaître que des faits morphologiques. Cependant, que ceux qui croient encore faire œuvre utile en décrivant les conditions permettant aux animaux de continuer leur existence ou de propager leur espèce ne se découragent pas! L'engouement se calmera, et il faudra bien en revenir aux grands principes des connaissances approfondies des organismes quand on voudra rechercher les conditions qui président à la vie. Rien n'est facile comme la critique, rien n'est aisé à donner comme des conseils. Mais les résultats obtenus, quels sont-ils? C'est toujours par la réponse à cette question que l'on doit mesurer ce qui a été produit à la suite des applications des théories hasardées.

Il nous paraît bien difficile de connaître les conditions de l'existence sans avoir étudié au préalable l'agencement des organes et leur mécanisme, en termes plus vulgaires et plus pratiques, l'anatomie et la physiologie.

Au commencement du siècle, l'anatomie humaine et la physiologie marchaient distinctes. Aussi a-t-on pu comparer les anatomistes et les physiologistes à des horlogers décrivant isolément, l'un les rouages, l'autre les mouvements. Cette comparaison était quelquefois rappelée par les innovateurs qui cherchaient à rapprocher timidement les deux parties de la science de l'homme.

Il faut certainement rapporter à H. Milne Edwards les premiers essais sérieux du rapprochement de ces deux parties de la science. Que de fois, lorsque j'avais l'honneur d'être son préparateur à la Sorbonne, ne lui ai je pas entendu montrer l'analogie des deux horlogers traitant le même objet séparément à deux points de vue distincts en les comparant aux anatomistes et aux physiologistes du commencement du siècle!

Il me souvient d'avoir suivi un cours de physiologie fait en plusieurs années à l'École de médecine, et dans lequel nulle notion d'anatomie n'était invoquée.

De même pour l'anatomie : on décrivait des organes avec une précision infinie, à peine signalait-on la fonction.

Le grand ouvrage d'anatomie et de physiologie comparée de H. Milne Edwards est certainement l'essai le plus complet du rapprochement des deux branches de la science qui ne peuvent en aucune façon être séparées.

Quelle valeur, quelle utilité peuvent avoir des descriptions isolées pour chacun des rouages et engrenages de la montre ou de l'horloge, si l'on n'ajoute pour chacun d'eux le rôle qu'il doit remplir ? Séparer des choses aussi connexes, n'est-ce pas le comble de l'absence de logique ?

C'est cependant ce qui se passait jadis pour l'anatomie et la physiologie.

Aussi, lorsqu'on parcourt le grand et bel ouvrage de Léonard de Vinci, dont une merveilleuse édition en italien, avec traduction française, a été récemment publiée, on est frappé d'admiration en lisant les conseils que ce grand peintre, osons dire ce grand anatomiste pour l'époque, donne aux jeunes gens. Après la description détaillée de chaque muscle, de chaque os, dans des positions diverses, montrant les rapports exacts et les situations, il s'empresse d'ajouter : « Tu ne manqueras pas de rechercher quelle est la fonction de tout organe que tu auras étudié[1]. »

Et ce conseil était donné en 1510 !

La vie est une résultante du jeu de tous les organes. Il importe autant de connaître l'organe en lui-même que sa fonction.

Oublier ce principe et se cantonner dans une partie limitée des organismes, c'est revenir à une sorte de disjonction des parties de la science qui avaient si judicieusement été rapprochées.

Ne peut-on se demander si, de nos jours, dans les conditions qu'on impose aux étudiants français de l'Université de Paris, il n'y a pas en germe, un retour vers ces distinctions, que Milne Edwards, dans ses leçons de la Sorbonne, avait cherché à faire disparaître.

Il faut d'ailleurs remarquer que l'on est loin de s'entendre aujourd'hui.

Tel ne s'adonne et ne croit plus qu'à la valeur des faits que peut fournir, non plus l'étude de la cellule tout entière, mais d'une partie de la cellule ; pour celui-ci, l'action du centrosome et de la sphère attractive domine tout. Seul, ce corps, souvent difficile à mettre en évidence, a de l'intérêt ; seul il permet d'expliquer les phénomènes intimes que présente un être vivant.

Pour un autre, c'est la connaissance du protoplasme cellulaire,

[1] Voir le traité d'anatomie et les dessins du grand peintre, dont les manuscrits et les études anatomiques sont la propriété de la bibliothèque de Windsor.

L'ouvrage grand in-folio, sur papier velin, est remarquablement typographié. Il a été précédé d'une préface par M. Mathias-Duval et offert à la bibliothèque de l'Institut.

Il a été publié avec autorisation spéciale de la reine Victoria.

de ses fibrilles, de sa composition. Que n'a-t-on pas dit et écrit sur cette partie intégrante de tout être organisé?

Pour un troisième, c'est la matière avide des couleurs, la chromatine, qui tient le haut bout. Son rôle doit tout dominer.

Mais, pour nous en tenir au sujet qui doit nous occuper, n'y a-t-il donc rien en dehors de la cellule et de ses parties constituantes? N'y a-t-il pas à connaître les parties où sont nés et produits les éléments? où ils se rencontrent? Comment savoir comment ils se transforment en subissant leur action réciproque, si l'on n'a sous les yeux l'organisation si complexe, si variée, des différents animaux? Car au fond de toutes ces questions se trouvent des réponses difficiles à trouver et qui peuvent nous permettre de connaître comment un être prolonge sa vie, la transmet à ses descendants, comment il perpétue son espèce.

Comment connaître les éléments mêmes dont les uns ou les autres ne veulent étudier que l'une des parties? Car, encore faut-il, pour arriver à ces éléments, savoir où ils se trouvent, et pour cela, un seul guide peut conduire, l'anatomie, amenant elle-même à la morphologie.

C'est pour avoir trop vite généralisé que, bien souvent, les théoriciens, après une étude trop hâtée, arrivent à des conceptions qui ne tiennent pas devant l'observation précise, devant celle-là même regardée comme inutile par ceux qui préfèrent, à l'observation longue et pénible, la divination de ce qui doit être d'après leurs idées théoriques.

Les conditions de la reproduction sont, dans les différents groupes du règne animal, si variées et souvent si multiples, qu'il paraît difficile de négliger la connaissance des organes concourant à l'accomplissement de cette fonction.

Aussi, dans le travail très modeste qui va suivre, ne trouvera-t-on pas de ces considérations qui semblent, aux yeux de quelques-uns, devoir constituer à elles seules toute la science de la zoologie ; mais le zoologiste, désireux de se rendre un compte exact des conditions

variées qui servent, dans la série des Mollusques, à la conservation de l'espèce, trouvera ici, je l'espère, quelques indications qu'il pourra utiliser.

Il ne faudrait d'ailleurs point induire des observations qui précèdent que la cytologie, telle qu'elle est aujourd'hui après les immenses progrès que la technique histologique lui a fait faire, doit être négligée. Ce serait tirer d'une critique qui se rapporte à une exagération une conclusion à laquelle je suis loin de vouloir arriver en partant des faits signalés plus haut.

Le *felix qui potuit rerum cognoscere causas* restera toujours vrai et toujours la cause des recherches les plus instructives.

Sans doute, la cellule, dans toutes les phases de son développement, sous toutes les formes de son organisation intime, offre le plus grand intérêt. Elle cause, à elle seule, des actes de la plus haute valeur quand il s'agit de connaître les faits variés de l'organisation des êtres. Mais les organes qu'elle compose doivent, eux aussi, indépendamment de leur structure cytologique, ne pas être négligés, car, dans les manifestations vitales, ils jouent un rôle général, indépendant de celui que chacun de leurs éléments constitutifs remplissait isolément.

Sans nul doute, l'histoire de la cellule fournit les sujets de problèmes les plus variés à résoudre.

C'est ainsi que, tous les jours, les découvertes étendent nos connaissances sur les phénomènes de la reproduction. Aujourd'hui, nous savons, à n'en plus douter, que le spermatozoïde vient dans l'œuf, qu'il y pénètre, s'y fusionne avec la partie également la plus essentielle de l'élément femelle. Il est acquis à la science que c'est la partie du noyau de la cellule mâle qui fixe si énergiquement la couleur, la chromatine, qui arrive et agit pour ainsi dire seule dans la cellule femelle de l'œuf, et qui transporte, pour les transmettre, les caractères existant du côté du père. On l'affirme, parce que ce sont ces parties des noyaux que l'on a vues se fusionner, et que la transmission des caractères est un fait indéniable. Voilà, certes, de grands

progrès sur les anciennes théories qui, à leur époque, brillèrent aussi d'un vif éclat. Elles ont disparu ; qu'adviendra-t-il de celles qui les ont remplacées ?

Laissons de côté les contestations, les conjectures et les interprétations diverses des auteurs qui ne cessent de discuter.

Mais que sait-on sur la cause en elle-même des phénomènes ? Comment ces mille et un caractères des parents sont-ils transportés ? Comment agit l'infinitésimale quantité de chromatine contenue dans la tête d'un seul spermatozoïde nécessaire, dit-on, à la fécondation ?

Comment les caractères du père se renouvellent-ils dans l'être nouvellement créé?

On a reculé la difficulté de l'explication, rien de plus ; on ne cherche qu'une raison physique matérielle, mais on ne l'a pas encore trouvée; plus on avance, plus semble-t-il que le but à atteindre s'éloigne.

On a détruit quelques cellules, et les organes qu'elles eussent dû produire manquent. A-t-on pour cela expliqué le pourquoi et la force qui font que telle cellule produira tel organe, et encore est-on d'accord sur ces points ?

Mais ce qui ne manque pas, c'est la création de mots ayant une signification explicative désirée et voulue, et l'on croit avoir tout expliqué parce qu'on a drapé son ignorance avec des néologismes ayant l'air de dire beaucoup, mais n'expliquant rien.

L'homme est et restera toujours épris de l'étude de ce qu'on ne voit pas, de ce qui ne tombe pas facilement sous les sens.

C'est toujours le mystérieux, l'inconnu, le nouveau qui l'attire. C'est l'explication de ce qu'il ne voit pas qu'il cherche, et c'est là ce qui faisait dire à Voltaire : *In nova fert animus.* L'esprit de l'homme se plaît et se plaira toujours dans la nouveauté.

En réalité, il y a exagération à ne plus vouloir des études générales morphologiques en dehors de la cytologie ; il serait peu raisonnable de ne plus rien vouloir en dehors de la cellule. Est-on même d'ac-

cord sur la nature de la sécrétion, le rôle qu'y joue la cellule, dont la mort et le renouvellement restent encore inexpliqués pour quelques-uns ?

Après ces quelques observations qu'on ne manquera pas certainement de critiquer, revenons à l'organisation terre à terre de l'Ancyle, laissant à d'autres le soin d'expliquer comment un œuf et un spermatozoïde nés chez lui à côté l'un de l'autre dans sa glande hermaphrodite sont impuissants à réagir l'un sur l'autre.

Voilà une question qui peut certainement occuper vivement les chercheurs des causes matérielles déterminantes des effets apparents non douteux et restés ignorés jusqu'ici dans leur essence même [1]. Lorsque le pourquoi de ce fait curieux sera prouvé expérimentalement, alors certainement pourra s'appliquer aux auteurs de ces découvertes le mot resté célèbre qu'il faut répéter : *Felix qui potuit rerum cognoscere causas.*

III

DESCRIPTION GÉNÉRALE DES ORGANES GÉNITAUX DE L'*ANCYLUS FLUVIATILIS.*

Un mot d'abord sur la disposition générale des organes reproducteurs de notre animal.

Cette espèce, on le sait, est sénestre, tandis que l'*Ancylus lacustris* est dextre ; ne nous occupant que de la première, c'est donc sur le côté gauche qu'il faudra rechercher, à l'extérieur, la terminaison des canaux vecteurs des produits de l'ensemble des organes.

A signaler une seule différence avec quelques Mollusques pulmonés dont on étudie si volontiers les organes génitaux, des Colimaçons, Limaces et Lymnées, par exemple. Tandis qu'ici tout est sé-

[1] Dans quelques cas, sans doute, l'on peut invoquer une inégalité dans l'état de maturité des éléments, mais il est tout au moins étrange que cette inégalité se produise toujours dans les mêmes espaces, et, pour ne parler que de l'Ancyle, il semble bien difficile d'invoquer cette cause qu'il faudrait d'ailleurs expliquer.

nestre, même le cœur, dans les autres tout est dextre, sauf le cœur qu'il faut chercher à gauche ; mais cette sorte d'exception pour l'organe central de la circulation s'explique, elle n'est qu'une fausse apparence. Les organes viscéraux ayant été comme entraînés vers le côté gauche par une torsion facile à reconnaître, les orifices seuls sont restés à droite.

Dans ses *Recherches anatomico-physiologiques sur l'Ancyle fluviatile*[1], Moquin-Tandon a indiqué les principales parties composantes de l'appareil reproducteur de l'animal. Les figures qu'il donne dans son traité de l'*Histoire naturelle des Mollusques de France* et ses descriptions pour indiquer les faits principaux, dans son mémoire du *Journal de conchyliologie*, ne donnent pas toujours une idée exacte des parties. Il ressort des citations nombreuses qu'il donne dans ce dernier ouvrage qu'il a beaucoup observé ce Mollusque intéressant ; mais on ne trouve pas dans ce travail, ou les parties de mémoires isolées, des indications suffisamment précises sur les faits relatifs à la structure ; quant à l'histologie, il n'en est même pas du tout question.

Les glandes, les gros organes sont signalés.

Ils sont désignés par des noms qu'il ne nous paraît pas toujours possible d'accepter. Qu'est-ce, en effet, qu'une prostate, un utérus d'Ancyle ? On a de la peine à le comprendre, quand on fait une anatomie détaillée et histologique. Moquin-Tandon a vu les organes comme beaucoup les voyaient à l'époque où il écrivait ; il les voyait et décrivait superficiellement.

Plus près de nous, en Amérique, le travail de Benjamin Sharp, inséré dans les *Proceedings of the Academy of natural Sciences of Philadelphia*, 1883 (part. II, june-october, p. 214), n'a guère accru nos connaissances sur le sujet qui va nous occuper ; page 222, en quelque vingt-quatre lignes, il traite des : *Generative Organs.*

[1] Voyez *Journ. Conch.*, Paris, vol. III, 1852, p. 7, 121, 237.

Il indique la position de l'*ovitestis*, facile à voir, décelé qu'il est par la couleur. Il relève l'erreur de Stephanoff qui pense que l'albumine est sécrétée par la glande hermaphrodite, la glande sécrétant l'albumine ayant été vue par C. Vogt et Moquin-Tandon. Il ne croit pas « necessary to enter into a detailed account of the genitals, as they have been *completely* described by Moquin-Tandon ». Il lui suffit de signaler que Stephanoff, en décrivant les organes, a fait plusieurs erreurs (*blunders*, bévues). On peut, à bon droit, s'étonner de cette appréciation rapide et succincte, alors qu'il n'existe, dans le travail de M. Moquin-Tandon, aucune trace d'histologie et que l'auteur américain donne des figures démontrant la terminaison des filets nerveux dans le noyau des cellules de l'épithélium de l'Ancyle. C'est là de l'histologie poussée au plus loin, et l'on devrait supposer que B. Sharp aurait remarqué l'absence de l'étude histologique des organes de la reproduction.

Moquin-Tandon, dans ses descriptions, suit une méthode à peu près semblable à celle qui va nous servir, mais qui en diffère cependant dans les détails. S'il admet trois groupes d'organes (p. 174, t. I, *Histoire naturelle des Mollusques*), il n'y comprend pas les mêmes parties que nous.

I. Les organes essentiels.

II. Les organes copulateurs.

III. Les organes accessoires.

Parmi les organes essentiels, il range, outre la glande hermaphrodite, l'*organe de la glaire*, la *matrice* ou *oviducte*.

Et, dans les organes accessoires, on trouve la *bourse commune*, les *prostates* (*déférentes, vaginales, préputiennes* et *vestibulaires*). Il suffit de citer ces mots pour voir combien nous différons dans le mode de groupement des différentes parties de l'appareil.

D'abord, des *orifices*.

L'un est tout près du tentacule gauche, en dessous de lui et un

peu en arrière de sa base et en dehors, presque à la même hauteur que lui [1].

Les tentacules des Ancyles ont une base un peu élargie dans laquelle est noyé l'œil en dedans d'eux, et de laquelle part un repli qui s'étend en ondulant au-dessous et descendant du côté extérieur (pl. III, fig. 2).

Sur quelques individus, ce repli ondulé, toujours fort riche en nerfs, semble continuer l'un des plis dus à la contraction de l'orifice mâle, qui se trouve donc un peu au-dessous du tentacule gauche (*id.*, fig. 1 [2]).

Mais, on le sait, la forme des orifices est, chez tous les Mollusques, essentiellement variable en raison de la contractilité puissante des tissus de ces animaux, contractilité qui est aussi suivie parfois de relâchements et de dilatations excessives modifiant et changeant toutes les apparences des appareils ; on en trouvera la preuve dans la figure qui montre l'organe copulateur en érection (*id.*, fig. 2). La dilatation de l'orifice, à peine visible (fig. 1) quand le pénis est au repos, a dû être énorme pour laisser sortir au dehors un organe aussi volumineux.

L'*orifice femelle* est un peu plus difficile à reconnaître.

Il disparaît à peu près complètement quand l'animal, bien vivant, est contracté. Toutefois, sa position est précise, et il suffit de soulever la lamelle dite *branchiale* (pl. III, fig. 2) pour voir, cachée sous elle et vers son extrémité supérieure, une petite papille. On jugera de sa ténuité en considérant sa faible taille sur les dessins grandis. Ordinairement, les tissus qui l'environnent sont plus tassés, plus opaques et blancs. Une dissection délicate peut seule faire reconnaître que c'est bien là l'orifice

[1] Est-il besoin de rappeler que les animaux, dans toutes les descriptions qui suivent, seront supposés la tête, la bouche en haut, le pied en avant. Je ne décris jamais un animal dans une autre situation.

[2] Dans ces figures absolument claires et faciles à lire, quelques lettres indicatrices ont été jugées inutiles.

par lequel s'échappent les produits femelles de l'organe reproducteur [1].

L'histoire de cet orifice se complétera lorsqu'il sera question de l'accouplement et de la ponte. Alors, nous aurons aussi à nous en occuper à propos du canal éjaculateur, lequel semble s'unir à lui ou s'en approche beaucoup.

Énumérons maintenant les *glandes diverses* dans leurs rapports et leur situation.

L'une d'elles, la glande fondamentale par excellence et caractéristique, réunit en elle les deux sexes et les résume pour ainsi dire (pl. III, fig. 6, *ot*).

Tous les auteurs l'ont reconnue ; elle est d'un jaune orangé très pâle et vaguement piriforme, logée au milieu des lobules postérieurs et inférieurs du foie, dont la teinte vive terre de Sienne brûlée contraste avec sa teinte orangé pâle effacée. Il est facile de la voir, ses caractères la faisant aisément reconnaître ; sa place est aussi très constante ; on la trouve dans la masse viscérale, au-dessous et en avant du deuxième et petit lobe du foie, occupant le fond du sommet du cône de la coquille.

Si, après avoir séparé la coquille du corps, on enlève seuls, avec précaution, les organes de la digestion, ce qui est facile, les tissus servant à les rassembler et à les tenir rapprochés étant très lâches, peu développés et peu résistants, il ne reste plus dans la cavité de cette sorte de nacelle formée par la solle du pied que les organes de la reproduction (ils paraissent dissociés, écartés, mais à peu près dans leur place respective, fig. 6 de la planche III).

Alors on voit la *grappe ovotesticulaire* (*ot*) flottant un peu à droite, et dans les espaces laissés libres par l'enlèvement des lobules du foie ; à côté d'elle, on remarque un long et grêle tube terminé en

[1] Dans la figure 3 de la planche III a été dessiné un cas un peu exceptionnel. La lamelle branchiale est échancrée en avant et laisse voir la papille saillante *Va* de l'orifice femelle ; en *A* se trouve l'anus.

cul-de-sac ; c'est un long cæcum qui se rend à la base de l'organe copulateur ; on le nomme *flagellum* (F).

A la glande hermaphrodite génitale fait suite un canal mixte d'abord, fort grêle en se séparant d'elle, mais présentant plus loin quelques culs-de-sac latéraux sur lesquels nous aurons à revenir. Les produits des deux sexes cheminent côte à côte dans ce canal, qui est hermaphrodite.

Puis arrive une première dilatation, dans laquelle s'ouvrent ce canal ou *ovospermiducte* et une *première glande* (*ga*) qui, pendant son séjour dans l'eau de la cuvette à dissection, se modifie très peu et reste transparente [1] et d'une teinte ambrée. Il faut la considérer comme fournissant l'un des liquides qu'enferment les coques à œufs et qui certainement sert à l'alimentation de l'embryon. Nous reviendrons sur cette particularité.

Après cette dilatation (C), où les éléments sexuels se séparent comme dans un vrai carrefour, le canal mâle se trouve à droite, présente d'abord à son origine de trois à quatre gros culs-de-sac (*cd*), redevient ensuite très grêle (*sd*) et, après s'être écarté, décrit une courbe de droite à gauche pour arriver tout près du point où l'on a vu l'orifice de l'organe femelle (V), devenu lui aussi, à partir du carrefour, absolument distinct de la partie mâle.

Après la terminaison du *canal commun* en (C) où s'est faite la séparation des éléments mâle et femelle, on arrive, du côté du canal femelle, à une deuxième *très grosse glande* (*gb*) qui, dans l'eau, se gonfle facilement et produit une masse glaireuse.

Au côté supérieur et un peu à gauche de cette masse glandulaire naît un nouveau canal, d'abord large et infundibuliforme (*od'*), qui rapidement diminue de diamètre (*ge*) et, en décrivant une légère courbe, se rend à la partie interne des téguments du corps, en face du point où l'on a vu la papille sous-branchiale, orifice de l'organe femelle.

[1] Il est utile de suivre cette description générale à la fois sur la figure 6 de la planche III et 7 de la planche IV.

A dire vrai, le canal vecteur de l'élément femelle, après la partie dilatée, le carrefour (C), où s'accomplit le partage, la séparation des produits sexuels, se continue en produisant ordinairement trois dilatations ou boursouflures d'inégal volume; c'est l'une d'elles qui reçoit les produits de la deuxième glande à mucosité (*gb*, *gc*, *ge*).

Il est naturel de penser que c'est cette glande, dont la sécrétion est vivement influencée par l'action de l'eau, qui fournit l'un des éléments nécessaires à la réussite de la ponte.

Vers le milieu de la longueur du canal vecteur, étendu entre cette seconde glande et l'orifice vulvaire ou extérieur, vient déboucher le pédoncule long et grêle de la POCHE dite COPULATRICE (*vc*). Presque toujours, cette poche, perdue au-dessous des acini du foie, renferme une concrétion rougeâtre qui en facilite la reconnaissance; elle est accolée à l'oviducte.

Reprenons le canal naissant à droite de la dilatation (C) dans laquelle, comme il a été dit, se fait le partage, la séparation des éléments sexuels. Un peu au delà de la sortie de cette partie intermédiaire aux deux sexes, on voit deux à trois *cæcums latéraux* assez gros (*cd*); alors le canal, redevenu cylindrique (*sd*) et qui se porte vers le point où s'ouvre l'appareil femelle (pl. III, fig. 6, V; pl. IV, fig. 7, V) dans la papille déjà indiquée, contourne le pédoncule de cet appareil, puis sort de la cavité générale, passe en dehors et sur le côté gauche du muscle columellaire entre lui et les téguments (pl. III, fig. 6; le suivre de V en [*cd*]), se développe et serpente en avant de ce muscle en rentrant dans la cavité générale auprès du bulbe radulaire, enfin vient s'ouvrir au milieu de la base du cône renversé représentant la verge, dont, pendant l'érection, on voit le sommet sortir par l'ouverture sous-tentaculaire gauche.

Telles sont les parties composantes de l'appareil génital. Reprenons chacune d'elles en en étudiant leur structure intime; recherchons quelles particularités importantes elles présentent.

IV

PARTIES FONDAMENTALES OU GLANDE OVOTESTICULAIRE HERMAPHRODITE.

Il suffit de prendre la glande génitale proprement dite, de la porter sous le microscope, de la comprimer légèrement pour la faire éclater. La pression sous le poids d'une mince plaque de verre suffit pour faire s'échapper de tous côtés des œufs et des spermatozoïdes (pl. V, fig. 12 et 13).

On constate également, avec la plus grande facilité, que la glande est formée de cæcums ou acini coniques dont les extrémités libres, les bases, sont dirigées vers la surface de la masse glandulaire, à l'opposé du canal excréteur, et dont toutes les extrémités ou sommets s'unissent vers l'origine du canal pour s'ouvrir dans une cavité (fig. 12, *cc*) à laquelle fait suite le canal excréteur (*ovsp*).

La glande est hermaphrodite, cela ne fait aucun doute, et cette condition s'établit avec la plus grande précision ; aussi l'on est, à bon droit, étonné aujourd'hui quand, remontant dans l'historique de ces questions, on reconnaît les erreurs commises et les raisons données à l'appui des opinions souvent les plus opposées.

Cuvier a pris la glande hermaphrodite pour un ovaire et l'une des glandes annexes pour un testicule. Il n'existe, on le sait, pour la solution de ces questions, qu'une seule donnée permettant de reconnaître le sexe. C'est la présence du spermatozoïde et celle de l'œuf. Hors de là, point d'opinion valable et méritant d'être discutée.

Un autre point de vue fort intéressant dans l'étude des glandes génitales, et qui a donné lieu à non moins d'opinions diverses et par conséquent de discussions, est celui dans lequel on cherche à établir l'origine des œufs et l'origine des spermatozoïdes.

Mon intention n'est pas, dans ce travail, de m'occuper spécialement de l'ovogenèse et de la spermatogenèse. Il faudrait reprendre ces questions de plus loin que je ne peux le faire en ce moment. J'indiquerai ce qu'il est facile de voir et d'observer, sans emploi de

réactifs ; il est une foule de faits qu'on peut constater et qui, pour ce travail tel que je désire le présenter, suffisent.

L'étude d'un cæcum légèrement comprimé (pl. V, fig. 13) est fort instructive, mais elle ne peut donner que des renseignements s'arrêtant aux faits qu'il nous suffit de constater, réservant toute opinion sur les points délicats de l'origine de l'œuf, de l'origine première du spermatozoïde.

Dans un cæcum ou cul-de-sac de la glande fondamentale, pris sur un animal vivant, à l'aide d'une compression modérée, sous un grossissement de 400 à 500 diamètres, on voit (pl. V, fig. 12 et 13) que l'épaisseur de la paroi des acini est d'autant plus grande que l'on s'approche davantage de son extrémité libre, par conséquent du fond du cæcum. Dans l'axe central, l'acinus est vide, et la cavité qui l'occupe est très évidente ; elle est limitée par un épithélium germinatif (*eg*) à cellule de forme, de grandeur et d'aspect différents et d'épaisseur variable. A l'intérieur existe certainement un liquide dans lequel flottent et se meuvent des spermatozoïdes, soit réunis en paquets, soit isolés.

On y voit aussi des œufs parfaitement reconnaissables à leurs granulations vitellines, à leur vésicule transparente et à leurs taches germinatives ; œufs détachés spontanément, mais aussi par suite des manipulations.

On y reconnaît encore des granulations nombreuses sorties des cellules écrasées et des globules de taille très différente, colorées en jaune terre de Sienne, qui se sont détachées des parois du cul-de-sac.

Si l'apparence des éléments du fond des culs-de-sac est variée, cela tient à l'état de développement plus ou moins avancé des œufs, dont la taille est, relativement aux éléments cellulaires, très considérable, surtout quand ils sont prêts à être pondus. Aussi la cavité de l'acinus ne se présente-t-elle, pour ainsi dire, jamais avec la même forme ; quelquefois, elle est régulière quand les œufs sont peu avancés, ou bien, si, sur la paroi, d'un côté ou dans le fond, un œuf est

mûr et sur le point de se détacher, la cavité semble réduite à un espace linéaire contournant l'œuf, qui refoule les autres parties de l'épithélium.

Les cellules de l'épithélium germinatif, qu'on peut facilement reconnaître à l'aide d'un objectif grossissant cinq cents fois, se présentent sous trois aspects très différents :

Les unes assez claires, peu granuleuses, réunies en petits amas, se comprimant les unes les autres, à noyau peu évident, lorsqu'on les observe sans s'aider des réactifs ;

Les autres, plus grandes, comme isolées, pouvant cependant se trouver réunies deux à deux, trois à trois ou davantage, ayant un contenu légèrement opaque, granuleux, et montrant déjà un centre plus clair avec une ou deux taches : ce sont de jeunes œufs en voie de formation ; dans ce même ordre, on voit d'autres cellules claires et nucléées, formant l'épithélium dit *germinatif*, destinées à produire des éléments encore indéterminés ;

Enfin, l'on voit, entre les cellules que l'on désigne par ce qualificatif *indifférentes* et les œufs en voie de développement, de très nombreuses granulations de couleur terre de Sienne, tantôt isolées, tantôt accumulées en petits amas séparant des œufs, ou des amas de ces premières cellules claires dont il vient d'être question.

La limite du cæcum est une lamelle mince très délicate, formée très probablement par des cellules grandes et aplaties dont on ne distingue que les petits noyaux de loin en loin, sur le profil du cæcum (différentes figures, *n*, *n*).

A. — Les amas de cellules de faible taille, transparentes et agglomérées (pl. V, fig. 17, *sp*), sont le produit de la division des *spermatogonies* (fig. 20, *a*).

Chacune de celles-ci dérive des transformations successives qu'éprouvent les premières cellules germinatives (fig. 13, *eg*). Ces éléments inclus dans les spermatogonies sont des *spermatides*, et, dans un cul-de-sac bien préparé, rien n'est facile à reconnaître comme les

amas de ces spermatides, dans chacun desquels se forme un spermatozoïde (voir les figures 17 et 19).

Ces corpuscules spermatogénétiques réfractent la lumière d'une certaine façon et, par là, prennent une physionomie qui permet de les reconnaître facilement. Il y a déjà bien longtemps que, dans mes différents travaux, je les ai désignés sous ce nom particulier, *corpuscules producteurs des spermatozoïdes*, et j'ai fait remarquer qu'un léger lavis de teinte neutre permettait de rendre très bien leur apparence. Aujourd'hui, dans la nomenclature et les études de la spermatogenèse, La Valette Saint-Georges les désigne sous le nom de *spermatides*.

Le spermatozoïde est très caractérisé par sa forme.

Sa queue est très longue, comparée à la brièveté de sa tête (fig. 17, 17 *bis* et 19) ; celle-ci, conique ou piriforme, est courbée en faucille, ce qui lui donne une physionomie très spéciale permettant de la reconnaître aisément ; elle réfracte vivement la lumière et, sous les forts grossissements, bien que la queue ait disparu, on reconnaît sans difficulté la tête aux caractères qui viennent d'être indiqués.

Une légère compression du cul-de-sac de la glande hermaphrodite fait détacher des parois des acini des spermatides à tous les états, enfermant encore le spermatozoïde enroulé en spirale, ou bien se dégageant, la tête faisant seule saillie, ou bien l'extrémité de la queue portant un reste de spermatide (fig. 19). Je n'ai pas rencontré un exemple montrant aussi nettement la tête du spermatozoïde courbée en faucille et appliquée contre la face interne de la paroi de la cellule spermatide, et la queue aussi visiblement enroulée dans l'intérieur de la cellule.

Dans le liquide de la cavité centrale des acini, on peut observer flottants des spermatides à tous les états de déroulement.

C'est la tête qui se dégage la première, et depuis un spermatozoïde dont la pointe de la tête commence à sortir jusqu'au filament entièrement libre n'ayant plus aucun rapport avec la cellule d'origine

ou portant encore une trace de vésicule au moment de disparaître, on rencontre toutes les formes possibles.

Il existe aussi très fréquemment, dans les culs-de-sac des acini, des paquets de spermatozoïdes dont les queues sont libres et dirigées vers le canal excréteur, et dont les têtes sont empâtées dans une substance visqueuse semée de granulations fines très rapprochées (fig. 17 *bis*). Il n'est pas rare de voir ces paquets de têtes encore placés dans les espaces qu'avait occupés la spermatogonie, dont les divisions et les subdivisions successives avaient conduit aux spermatides et, plus tard, aux spermatozoïdes.

A quoi est due la matière visqueuse et granuleuse qui tient les têtes rapprochées? Est-ce une sécrétion de la paroi ou comme un reste des contenus visqueux protoplasmiques des spermatogonies? Quand on arrive par dilacération à avoir une partie non encore très avancée pour le développement et le déroulement de la queue, on voit bien les têtes rapprochées et les houpes des queues flottant, chacune d'elles chargée encore des restes plus ou moins réduits des spermatides (voir fig. 13, intérieur du cæcum vu en coupe optique).

Il est aujourd'hui généralement admis que le noyau pour les uns, le *nebenkern* ou le centrosome pour les autres, entre dans la composition de la tête. Pour la publication du présent mémoire, je n'ai point à chercher à discuter cette théorie ; mais il faut remarquer seulement que la partie testiculaire de la glande hermaphrodite de l'Ancyle est certainement l'un des exemples les plus favorables à cette étude. Aussi, plus tard, sera-t-il possible de reprendre cette question.

B. — L'*œuf* de l'Ancyle, normalement constitué, est très facile à reconnaître. On en trouve toujours quelques exemplaires dans les culs-de-sac *sécréteurs* de la glande.

Il ne sera encore ici question que des faits faciles à constater dans les conditions d'observation indiquées plus haut. Les détails de

structure du protoplasma vitellin et de l'organisation intime des taches germinatives ou de la vésicule de Purkinje seront laissés de côté.

Lorsqu'on dilacère un cæcum de la glande, on rencontre presque toujours des œufs avancés dans leur développement à côté d'autres qui sont tout jeunes (fig. 14, *œ*) et font encore partie des éléments de l'épithélium germinatif; les uns et les autres sont contigus. Les œufs plus développés sont souvent allongés et semblent, en s'échappant du milieu des cellules épithéliales, rester encore attachés par l'une de leurs extrémités à la membrane limitant le cul-de-sac glandulaire (fig. 14, *œ'*).

Sans vouloir discuter en ce moment le point de départ de l'œuf et son origine initiale, il est impossible, en considérant cette figure 14, de se refuser à admettre que l'œuf déjà avancé paraît entouré par une zone claire, transparente, fort distincte du vitellus, qui, granuleux, est obscur; que cette zone claire est entourée et limitée par une membrane indéniable, que l'on rencontre quelquefois comme froissée et légèrement plissée (fig. 16), laquelle adhère incontestablement à la membrane limitante du cæcum; qu'enfin il est des cas où la compression et les manœuvres de la dilacération ont rompu cette membrane; le vitellus pâteux s'échappe par le point où la rupture a eu lieu (fig. 14, *œ'*).

Lorsque l'ovaire présente des œufs en parfaite maturité, on en rencontre de sphériques offrant la constitution habituelle et entourés d'une ligne très nette, qu'on peut estimer comme étant la membrane vitelline; celle-ci (fig. 15), dans quelques cas, offre un prolongement qui certainement est la partie de l'enveloppe restée enchâssée entre les cellules germinatives de l'épithélium et adhérant encore à l'enveloppe extérieure du cæcum.

L'idée qui se présente tout naturellement à l'esprit est que l'œuf est né et s'est développé dans l'intérieur d'une cellule, laquelle a suivi son développement et s'est elle-même grandement étendue, ses parois ayant fini par former comme une coque entourant le vi-

tellus, dont l'enveloppe vitelline s'est ensuite différenciée au dépens du protoplasme intérieur.

Cette idée née tout naturellement des apparences que la simple observation suggère en étudiant la glande génitale, sans employer de réactif, est-elle en rapport avec les opinions que les innombrables recherches sur la cytologie et l'ovogenèse ont enregistrées dans ces dernières années ? C'est là une question que je m'abstiendrai de présenter comme résolue, ainsi que pour l'origine du spermatozoïde, car les interprétations varient suivant qu'on applique à la solution des idées plus ou moins particulières et personnelles qu'à toutes les époques l'on a présentées comme représentant la vérité définitivement acquise.

Il faut cependant rappeler que, dans les idées modernes, on établit un parallèle et des termes semblables pour décrire le développement de l'œuf et celui du spermatozoïde. L'un et l'autre partent, dit-on, d'une cellule indéterminée, indifférente, appartenant à l'épithélium germinatif. Dans cette cellule entrée en évolution s'accompliraient des divisions et des subdivisions considérées comme étant identiques, aux formes et aux proportions près, et qu'on a appelées *ovocytes de premier ordre* ou *ovocytes de deuxième ordre*. Ce serait dans ceux-ci divisés une dernière fois en deux cellules, que l'une d'elles se transformerait en *ovule vrai*, l'autre cessant de s'accroître et restant en définitive comme un résidu, un rebut ou un avorton de cellule. On est même arrivé à cette opinion que, dans quelques cas, tous les *ovocytes* développés dans une cellule mère étaient devenus par phagocytose la proie de l'unique cellule qui se transforme en œuf définitif.

Malgré le désir d'arriver à trouver la plus grande similitude entre les deux séries parallèles des termes de l'évolution des éléments mâles et femelles, on est cependant bien obligé d'avouer qu'il existe quelques différences. Les auteurs des théories sont obligés de le reconnaître eux-mêmes.

En définitive, on arrive à cette conclusion qu'ovule et spermato-

zoïdes sont les produits des divisions internes des cellules primitives, par mitose, amitose ou cariokinèse.

Que les phases successives de la transformation de l'intérieur des cellules primitives soient plus ou moins nombreuses, qu'on leur donne des noms répondant à ces modifications, rien de mieux ; mais en définitive, dans ces théories, on n'en revient pas moins à cette idée que j'ai publiée il y a déjà bien longtemps, que, chez les Mollusques, l'œuf se développe dans l'intérieur d'une cellule du stroma occupant le fond des cæcums ou acini sécréteurs (aujourd'hui, on appelle cette partie *épithélium germinatif*) ; que cette cellule mère restait adhérente et comme suspendue au stroma par une partie rétrécie de sa surface ressemblant à un col de ballon, et que ce col rompu présentait un orifice. Le dessin de l'œuf du Dentale et de quelques acéphales, dont la publication est déjà bien ancienne, présente ce type et ce modèle.

On doit donc s'attendre à trouver, dans la partie femelle de la glande, des cellules de différentes tailles sorties des ovocytes, mêlées aux œufs jeunes et reconnaissables surtout à l'apparition de leur vitellus granuleux (fig. 20 ; les cellules *b*, *c*, *d*, ne sont-elles pas de cet ordre ?).

Que sont ces *granules* de toutes tailles *colorés* et qui, logés entre les spermatogonies et les groupes de spermatides et les ovocytes, déterminent la coloration de la glande hermaphrodite (fig. 13, *g*; fig. 18, *g*, *g'*, *g''*)?

Leur taille est essentiellement différente et variée ; elle dépasse quelquefois la taille même des spermatides. Elles sont habituellement bien plus volumineuses que les noyaux des cellules germinatives. Quand elles sont régulières et bien constituées, de belle taille, on les voit fréquemment entourées d'une zone claire que limite une ligne délicate. On a l'impression d'une cellule, en grande partie occupée par un noyau volumineux ou plutôt par une sorte de concrétion nucléolaire colorée. Souvent entre deux œufs assez déve-

loppés pour ne laisser aucun doute sur leur nature, on voit comme un espace irrégulier triangulaire (fig. 13, *g*), rempli de corpuscules colorés de taille extrêmement variée ; avec un assez fort grossissement (500 fois), on reconnaît leurs rapports et leurs caractères.

Souvent, au milieu de ces corps colorés, on aperçoit un point central présentant plus d'intensité dans la couleur ; c'est comme un nucléole très coloré, occupant le centre d'un gros noyau solide ressemblant à une concrétion.

Ces corpuscules ont-ils pour origine l'atrophie de l'une des cellules que l'on dit être produites dans l'oocyte ? L'une devenant un œuf vrai, l'autre se flétrissant et restant à l'état de rebut, formant concrétion, n'ayant point été *cytophagé* par la voisine.

Telles sont les parties internes des cæcums sécréteurs de la glande hermaphrodite.

Leur enveloppe est formée par une couche mince de cellules très aplaties qui, en coupe, ne se manifestent que par une double ligne écartée en quelques points par le noyau ; toujours facile à manifester par l'action des réactifs et des colorants.

Si l'on place le foyer de l'objectif à la surface de l'acinus, on reconnaît bien les lignes délicates formant une série de polygones dans les angles desquels on trouve souvent un granule très petit coloré en jaune orangé et, quelque part dans l'aire du polygone, un noyau que l'acide acétique rend toujours évident (fig. 13 ; le cul-de-sac de gauche vu par sa face supérieure).

Il faut, enfin, signaler un élément constant que l'on retrouve dans toutes les lames conjonctives de nature cellulaire entourant les organes (indiqués par *cl* dans les figures diverses).

Ce sont des concrétions calcaires réfractant très fortement la lumière, présentant, dès lors, un contour heurté obscur, un centre vivement éclairé. Ces concrétions occupent la cavité des cellules, et c'est incontestablement sur le noyau que s'est fait le dépôt du calcaire. Je dis calcaire, car les concrétions disparaissent dans les acides en faisant effervescence.

Sur des Ancyles venus de l'Auvergne, pris dans la petite rivière la Cère (à Vic-sur-Cère, Cantal) coulant sur des terrains anciens, ils existaient, bien que les eaux où ils vivaient fussent bien moins calcaires que celles du Périgord, qui déposent toujours d'abondantes couches de carbonate de chaux sur les talus qu'elles baignent.

On peut faire la même observation pour les organes des Ancyles des Albères, dans les Pyrénées-Orientales.

Sans dépasser les limites que je désire m'imposer relativement à quelques questions théoriques, il m'est cependant difficile de ne pas faire une observation au point de vue de la cytologie.

Plus haut, j'ai fait remarquer que l'on n'était pas entièrement d'accord quant au mécanisme de la sécrétion cellulaire. Est-ce par une sécrétion continue que les mêmes cellules produisent les liquides excrétés? Est-ce par leur mort, leur déhiscence, leur chute, que s'accomplit le phénomène?

Dans le cas de la production de l'œuf ou du spermatozoïde, il est incontestable que le produit des cellules mères sort de la cavité de celles-ci. Les spermatides transformés en spermatozoïdes deviennent libres et se dégagent des spermatogonies qui les ont produits. Celles-ci, dans ce travail producteur, doivent-elles être considérées comme étant des cellules mortes après production et sont-elles remplacées par d'autres, ou bien, enfin régénérées, conduisent-elles à une nouvelle production qu'on a voulu et pu assimiler à une sécrétion?

N'en peut-on pas dire tout autant de l'œuf?

La réponse à ces questions ne paraît pas tranchée. Mais, dans le cas qui nous occupe, il est certain que des produits formés dans les cellules sont versés au-dehors de la cavité maternelle productrice; ce sont, il est vrai, des particules solides d'une nature spéciale; toutefois l'on peut se demander si, pour le cas d'un liquide à sécréter, il n'en doit pas être de même.

V

DU CANAL OVOSPERMIDUCTE COMMUN AUX ŒUFS ET AUX SPERMATOZOÏDES.

On a vu plus haut que tous les sommets des cônes ou acini de la glande hermaphrodite se réunissaient et formaient, par leur union, une cavité commune de laquelle partait le canal excréteur (pl. V, fig. 12, *ovsp ;* canal naissant dans la cavité commune, *cc*).

Les parois de cette cavité commune sont minces. En passant du fond du cul-de-sac acinien pour arriver au sommet où est la cavité commune, on remarque aisément que l'épithélium germinatif, épais et plantureux dans le fond, s'amincit peu à peu, que ses cellules s'allongent et s'aplatissent tout en se chargeant, sur leur face libre interne, de cils vibratiles longs, puissants et très actifs.

On peut regarder cette cavité comme le vestibule de l'ovotesticule et le point intermédiaire entre la glande et l'appareil excréteur.

Ordinairement, là où il commence, le canal commun est étroit ; son diamètre n'est guère plus du quart du diamètre total du conduit, en y comprenant ses parois ; mais il peut se dilater, même beaucoup, comme on le verra.

Dès qu'il commence, les cellules qui forment ses parois prennent un développement qui les différencie; elles ne sont plus aplaties ; leur coupe, lorsqu'on la fait passer par l'axe du conduit central, représente un rectangle devenu oblique dont le grand axe est incliné sur la direction du canal, de haut en bas en partant de la glande et de dehors en dedans. Leurs noyaux sont volumineux et leur face libre interne est couverte de vigoureux cils vibratiles dont la direction des mouvements va de la glande vers les orifices, en un mot, disposés de façon à faire cheminer les produits sécrétés de leur point de production vers les organes qui doivent les utiliser et les féconder en les conduisant au dehors.

Sur des glandes toutes fraîches et encore vivantes, il m'est arrivé d'assister à la sortie des œufs du vestibule glandulaire et à leur passage dans le canal vecteur dont il est en ce moment question. J'ai observé que, lorsque l'œuf s'engageait dans la première partie du canal, celui-ci se dilatait en-dessous, et cela dans des proportions qui égalaient et souvent dépassaient la grandeur du diamètre de l'ovule. Le mouvement de descente déterminé par l'action des cils vibratiles était donc encore favorisé par la production d'une cavité que produisait cette dilatation au-dessous de l'œuf.

Le canal, lorsque les produits génitaux ne le traversent pas, est fort étroit, et ses parois en venant au contact l'une de l'autre deviennent relativement fort épaisses. La disposition des cellules qui constituent ces parois est continue, semblable, depuis le vestibule de la glande jusqu'à la partie où la séparation des deux ordres de produits se fait. Les cils vibratiles sont, dans toute cette étendue, fort actifs.

Une disposition particulière de ce canal a frappé tous les malacologistes qui se sont occupés de l'Ancyle. Moquin-Tandon l'a figurée dans la planche XXXV, fig. 32, de son ouvrage, mais de telle sorte qu'il est impossible d'en avoir une idée exacte ; c'est ce qu'il nomme un *épididyme*. Sa description, p. 176, n'est pas plus exacte que la figure. Il dit à propos de l'*Ancylus fluviatilis :* « Ce canal présente, vers le milieu de sa longueur, un léger entortillement et une épaisseur plus ou moins forte (*épididyme*). Cet entortillement, qui est un peu jaunâtre, offre, à droite et à gauche, plusieurs petits cæcums courts, pointus et de longueur inégale. »

Il suffira de jeter les yeux sur la figure 23 de la planche VI du présent travail pour voir combien peu exactes sont la description et la figure de Moquin-Tandon.

L'étude microscopique de cette partie de l'ovospermiducte est pleine d'intérêt. Si ce canal paraît dilaté, c'est qu'il donne naissance à de nombreux cæcums, culs-de-sac latéraux, qui semblent n'être

que des évaginations, des prolongements de ses parois en forme de vrais doigts de gants.

La cavité de ces culs-de-sac est bourrée de spermatozoïdes. Le nom d'*épididyme* ne peut donc leur être applicable ; tout au plus pourrait-il paraître logique de les appeler *vésicules séminales*, en les comparant aux poches servant de réservoir à la sécrétion testiculaire chez les Mammifères.

L'histologie de ces appendices mâles du canal excréteur montre que les cellules composantes de leurs parois sont disposées en couches simples et que leur grand diamètre, dès l'origine du conduit, après le vestibule de la glande, est dirigé obliquement de dehors en dedans et incliné du côté de la sortie de leur cavité.

La figure 26 de la planche VI montre, à l'état naturel, l'épaisseur des parois et du canal et de ses culs-de-sac latéraux, véritables réservoirs spermatiques. Le dessin a été fait sans employer les réactifs sur une pièce toute fraîche, vivante ; on distingue vaguement, mais d'une façon non douteuse, l'épaisseur, la direction et les limites des fortes cellules qui en forment les parois.

Le protoplasma de ces cellules offre une certaine consistance, ce qui fait que le conduit tout entier résiste très bien à la légère pression que produit la plaque mince de verre et permet de constater la disposition des cellules.

Mais l'acide acétique produit des préparations superbes.

J'ai donné le dessin, pris à un assez fort grossissement (600 fois), de l'un de ces culs-de-sac (fig. 25) ; on y voit les noyaux, très gros, devenus obscurs et paraissant par cela même d'autant plus évidents que les cellules se sont éclaircies et que l'appendice cæcal est devenu, dans son ensemble, très transparent. Ces noyaux, très chromatophiles, se colorent et deviennent magnifiques.

On reconnaît, sur cette figure, que chaque cellule mesure toute l'étendue de l'épaisseur de la paroi, et encore sur les bords et tout le tour du cul-de-sac des noyaux petits (*n*), brillants, qui appar-

tiennent aux cellules formant la lame de revêtement de l'organe. Quelques-uns de ces noyaux sont transformés en concrétions calcaires.

Ces mêmes cellules extérieures qu'accusent des noyaux de bien moindre taille que celles formant l'épaisseur de la paroi se reconnaissent même sur les parties non soumises à l'action des réactifs.

L'acide acétique étendu, manié avec certaines précautions, en produisant les effets qui viennent d'être indiqués, permet, à l'aide de la grande transparence obtenue, de voir que le contenu est tout entier et seulement formé par des spermatozoïdes parfaitement constitués qui ont dû pénétrer d'eux-mêmes dans la cavité cæcale de ces appendices. On voit, en effet, que toutes les têtes sont réunies dans le fond du cul-de-sac. Chaque filament a dû s'introduire isolément ; car, dans le canal excréteur, on ne rencontre presque plus de paquets à têtes agglutinées, comme dans le fond des culs-de-sac sécréteurs de la glande ovospermatique. Ils ont dû remonter contre le courant déterminé par les cils vibratiles des parois des appendices cæcaux. Il arrive souvent sur les canaux encore bien vivants, ce qu'on reconnaît à l'activité des cils vibratiles, de voir l'extrémité libre des appendices renflée en massue; dans toute la longueur, les surfaces des parois semblent se toucher, arriver presque au contact, tandis que, dans l'extrémité, la cavité est arrondie comme une ampoule et remplie de têtes libres, séparées, très distinctement isolées, souvent agitées d'un mouvement oscillatoire, dû certainement aux ondulations de la première partie de la queue, le reste du filament étant, avec ceux des autres spermatozoïdes, enfermé et serré, forcé à l'immobilité dans le canal de l'appendice, qui paraît, sous les yeux de l'observateur, très contracté (fig. 24, pl. VI).

En résumé, ce canal excréteur, commun aux produits mâles et femelles de la glande hermaphrodite, semble déjà faire une sélection dans les produits en emmagasinant les spermatozoïdes, dans des diverticulums qui rappellent de bien loin les vésicules séminales, mais qui n'en peuvent être que les analogues, non les homologues ; car,

pour être démontrée, l'homologie demanderait d'autres preuves que la présence des filaments spermatiques.

Jamais je n'ai trouvé d'œufs dans ces culs-de-sac.

Il était intéressant de constater pendant l'accouplement dans quel état se trouvaient les vésicules du canal ovospermiducte chez les individus jouant le rôle de mâle.

Tantôt elles m'ont paru tuméfiées par une énorme accumulation de spermatozoïdes bien plus qu'elles ne l'ont été représentées (pl. VI, fig. 23).

Dans un cas, après avoir constaté ce gonflement produit par les filaments fécondateurs, j'avais vu sur un mâle, pris en copulation, les culs-de-sac très blancs, très gonflés. Je trouvai là une confirmation de l'observation précédente ; mais le volume de ces culs-de-sac, qu'on peut certes bien appeler *vésicules séminales*, était tel, dans ce cas, que la curiosité me poussa à les placer sous le microscope. Ils étaient bourrés d'un Trématode à tous les états de développement jusqu'au Cercaire. Cela me conduisit à examiner tous les Ancyles jouant le rôle de mâle et pris en copulation, et j'eus, en fin de compte, assez de peine à constater que tous avaient leurs canaux gorgés de spermatozoïdes dans des proportions très différentes.

VI

DU CRIBLE OU CARREFOUR GÉNITAL.

Il existe à l'extrémité du canal excréteur (*osd*, fig. 26, pl. IV), dans le point où il semble s'unir avec les glandes annexes, une disposition des organes fort curieuse.

En suivant ce canal, on arrive à une partie aplatie (C), on pourrait presque dire circulaire, discoïdale, si ses bords, ou limites, n'étaient ondulés et ne présentaient comme des festons à dents peu marquées, très obtuses. Dans le bas, en arrière de cette partie, la première glande accessoire (*ga*) lui est largement attachée. En avant et en haut, à droite de son extrémité, se trouve le canal ovospermi-

ducte (*osd*), grêle, dépourvu en ce point des cæcums qu'on vient de décrire. A gauche, sur un plan supérieur, naît un canal assez gros ayant deux renflements piriformes (*od*, fig. 26) dont la base repose sur la face dorsale de la partie que nous décrivons. Nous aurons, plus loin, à le suivre après qu'il s'est rétréci et continué avec une autre partie plus développée. Enfin, entre les deux, naît un quatrième canal (*sd*) un peu plus volumineux que le canal ovospermiducte et qui semble sortir de la face antérieure de l'organe.

Ouvrons cet organe (C) et voici ce que nous y verrons (fig. 27) : la surface en est très légèrement ridée ; un épithélium vibratile très actif la couvre.

Dans le haut de la partie, telle qu'elle est figurée dans la planche VI, on voit l'orifice béant, un peu froncé, de la première glande annexe (*oga*), dont les produits sont incontestablement versés dans la cavité de cette partie importante.

Tout à fait dans le bas de la figure (qui serait en haut sur l'animal dans la position que nous lui donnons habituellement), existent les orifices des trois conduits dont on a reconnu la position dans la description de la partie vue par l'extérieur ; à droite de la figure, le grand orifice (*od'*) s'ouvrant dans ce conduit piriforme, dont la large base s'applique sur la face dorsale de l'organe. Ce sont les parois mêmes de l'organe qui se prolongent en faisant saillie et forment comme un museau de tanche[1] dans la cavité de ce canal. Du côté gauche de la figure paraît l'orifice du canal ovarotesticulaire (*osd*), et, entre les deux, celui du quatrième conduit. Celui-ci est caché sous l'organe, et, par conséquent, dans sa position naturelle. En avant, une partie du canal (*osd*, *od*, *sd*), formant un arc, est vue par transparence.

Il m'a été donné, sur une pièce enlevée sur un animal vivant, observée rapidement et légèrement comprimée, de pouvoir juger des fonctions de cette partie. Un liquide clair remplit sa cavité sans la

[1] Il n'est nullement question d'une homologie quelconque, il s'agit d'une analogie de forme.

dilater et la distendre ; par ce canal ovarotesticulaire (*osd*) descendent les œufs et les spermatozoïdes ; on les voit agités par leur mouvements propres et aussi par l'action vive des cils qui tapissent la cavité du canal.

C'est bien un carrefour où arrivent ensemble les œufs, les spermatozoïdes et le produit de la première glande annexe.

Quelle voie vont suivre ces produits ?

Les cils les poussent de haut en bas (dans la figure, ce serait sur l'animal de l'arrière à l'avant et de bas en haut). Les œufs et les spermatozoïdes sont de taille bien différente, les premiers pénètrent dans l'orifice de droite ; les seconds, soit les spermatozoïdes, suivent, en sortant du canal de gauche, le sillon qui rend continus le canal ovarotesticulaire et le carrefour.

En arrivant auprès de cette cavité où se fait la séparation, le partage des produits sexuels, la tête du spermatozoïde peut bien passer par le canal qui devient exclusivement mâle (*sd*) ; mais l'œuf, étant d'un autre volume, tombe dans l'organe (C) en écartant les lèvres de l'orifice du canal ovospermiducte (*od*).

Dans la figure 28, on peut reconnaître très nettement la disposition terminale de l'ovospermiducte. En (*b*), il semble se bifurquer ; l'une des branches devient l'oviducte (*od*) conduisant dans la cavité (C), l'autre (*sd*) n'est plus que le canal déférent exclusivement mâle.

Il importe de remarquer que, dans cette figure, l'éloignement du point (*b*) de l'organe (C) a été exagéré afin de rendre plus évidente la séparation des conduits. En réalité, le canal (*osd*) vient tout contre la face intérieure de l'organe (C) ; aussi (*od*) est-il très court et se confond-il pour ainsi dire avec l'orifice.

C'est dans ce point où l'ovospermiducte s'accole à l'organe (C), qu'à bien dire se trouve un orifice latéral s'ouvrant dans l'organe (C), et c'est le volume de l'œuf, bien autre que celui du spermatozoïde, qui fait entr'ouvrir et bâiller les lèvres de cet orifice latéral et lui permet de tomber dans l'organe (C), alors que les spermatozoïdes

peuvent et doivent continuer leur chemin dans le canal qui, à partir de là, leur est entièrement et exclusivement réservé.

Il est incontestable que si, à côté de l'œuf, se trouvaient des spermatozoïdes, il doit en tomber quelques-uns dans la cavité (C), mais ce doit être l'exception. En somme, dans ce carrefour, ne se fait que la rencontre du liquide fourni par la première glande annexe (*ga*) et de l'œuf; mais, dès cette cavité, la séparation des deux éléments fondamentaux des sexes est entière.

Il est difficile de dire quelle part de la liqueur sécrétée par la première glande annexe revient à chacun des éléments mâle ou femelle. La difficulté est due à deux causes, d'abord l'analyse des liquides des différentes glandes n'est pas connue ; ensuite, ces liquides, fort transparents, ne renferment pas d'éléments figurés autres que de fines granulations difficiles à distinguer et ne permettant guère d'en reconnaître la présence.

Mais ce qui est certain, c'est que les deux éléments générateurs doivent baigner dans le liquide de cette glande pendant leur passage au crible de séparation dans le carrefour.

Cette disposition de l'organe qui nous occupe a été entrevue chez un Hélix par M. Dubreuil, bien que les choses soient très différentes (extrait de la *Revue des sciences naturelles de Montpellier*, 1873); aussi est-il nécessaire d'établir une distinction.

En soumettant à un grossissement suffisant la partie du carrefour où l'on voit arriver le conduit ovarotesticulaire (fig. 26 et 27) et partir le conduit désormais chargé seul de la conduite de l'élément spermatique mâle, on reconnaît avec pleine certitude que les deux conduits se continuent et qu'une véritable rigole va, sans interruption, de l'un à l'autre; les deux semblent ne former qu'un seul canal qui serait fortement ployé et dont le sommet de l'angle produit par la flexion se trouverait sous l'orifice qui a été indiqué à gauche dans le fond de la cavité du carrefour, ce qui le fait paraître bifurqué.

Deux conditions se présentent alors près de la sortie des produits de la reproduction.

Les œufs ne mûrissent que les uns après les autres, ne descendent que de temps en temps et, pendant des intervalles, ils peuvent être suivis par des spermatozoïdes nés eux aussi d'une façon continue. Mais ceux-ci doivent être entraînés par les courants vibratiles dès qu'ils sont mûrs et pendant que les œufs accomplissent leur développement.

Lors donc que l'œuf descend suivi par des spermatozoïdes, quelques-uns de ceux-ci doivent être entraînés dans la cavité du carrefour ; mais, lorsque les éléments mâles descendent seuls, il est tout naturel de penser qu'ils suivent la gouttière établissant la continuité entre les deux conduits ovospermatiques (*asd*) et déférent (*sd*), la partie du canal comprise entre (*b*) et (*od*) devant être contractée et non dilatée comme lorsque l'œuf descend.

C'est à cette seconde condition que M. Dubreuil a fait allusion, quand, dans son mémoire (p. 15, extrait), il dit : «... N'y aurait-il pas, dans la série animale, quelque groupe qui présentât, dans un point de son organisation, une particularité comparable à celle que nous offre en cette partie l'appareil générateur des Hélix ? Le système digestif des Mammifères ruminants, qui nous semble construit d'après un plan analogue, ne pourrait-il pas nous servir à nous rendre compte du fait.

« A partir du bout terminal du canal efférent, les corpuscules spermatiques vont prendre une voie autre que les ovules. En effet, ils suivent la gouttière déférente qui n'est que la continuation du canal, tandis que les ovules, arrivés au niveau de cette même gouttière, vont tomber dans l'oviducte. »

M. Dubreuil compare entièrement le passage de l'œuf dans ce qu'il appelle *l'oviducte*, et que nous avons décrit sous le nom de *carrefour*, au passage des matières alimentaires grossièrement divisées de la gouttière œsophagienne, dont elles écartent les lèvres, dans la panse, où elles tombent, et le passage des spermatozoïdes du canal efférent dans le canal déférent au passage des matières ruminées finement broyées dans les secondes parties de l'estomac, n'ayant pas pu faire

écarter les lèvres de la gouttière œsophagienne en raison de leur peu de volume.

Rien ne s'oppose ici à admettre l'explication de M. Dubreuil, mais il semble exagéré de considérer exclusivement comme oviducte la cavité où viennent s'ouvrir la première glande annexe et le canal déférent, le canal ovarotesticulaire et le véritable oviducte, celui-ci ne commençant, en réalité, qu'après le museau de tanche faisant saillie dans son intérieur ; en outre, il y a lieu de tenir compte des conditions intermittentes de la descente des œufs à côté de la production continue des spermatozoïdes. Toutefois, celle-ci, en emmagasinant les filaments fécondateurs dans les cæcums latéraux du conduit ovarotesticulaire, doit certainement avoir aussi des intermittences, et il semble plausible de penser que, lors de l'accouplement, l'orgasme vénérien, en ce qui regarde la partie mâle fonctionnant seule dans l'individu jouant le rôle du mâle, doit agir sur les conduits spermatiques et faire descendre dans l'organe copulateur le liquide séminal. Dans ce cas, il est fort probable que le carrefour ne reçoit que fort peu de spermatozoïdes, s'il en reçoit même ; mais surtout il ne reçoit pas d'œufs. Ceux-ci ne doivent descendre que lorsque l'animal remplit le rôle de femelle.

VII

OVIDUCTE et ORIFICE EXTERNE FEMELLE.

(Pl. IV).

La description de ces parties de l'appareil génital, bien qu'elle soit simple et facile, laisse encore quelques points dans le vague et dans le doute.

Après le carrefour C (pl. IV, fig. générale 7) vient, on l'a vu, une dilatation du canal, qui, piriforme (*od'*), appuie sa base sur le dos et vers son extrémité de l'organe où se séparent les produits sexuels. L'extrémité opposée de ce canal s'abouche dans un conduit arrondi, beaucoup plus volumineux dans l'endroit où a lieu cette union, se porte en dehors (à gauche sur l'animal, à droite sur la figure), se courbe

à angle droit, reçoit sur la partie dorsale de l'angle la deuxième glande accessoire (*gb*), s'étrangle un peu en ce point, se renfle en portion de sphère (*ge*), brusquement devient fort petit relativement à son volume, et se porte en haut et en avant pour aller s'ouvrir à la papille, dont l'existence a été signalée précédemment en haut et en dessous de la lamelle branchiale (V)[1].

A mi-chemin du brusque rétrécissement de l'oviducte qui suit cette dilatation et courbure à angle presque aigu, on trouve, uni à l'oviducte, dirigé de haut en bas (sur le dessin), le pédoncule d'une poche piriforme (*vc*), bien connue dans les animaux invertébrés sous le nom de *vésicule copulatrice*. Dans l'intérieur de cette vésicule existe un amas de matière opaque et massive ordinairement colorée ou rougeâtre (fig. 8, pl. IV), qui la fait immédiatement reconnaître au milieu des organes.

Il est à remarquer que l'union du pédoncule de la poche copulatrice et de l'oviducte (pl. IV, fig. 7, *u*) se fait à angle très aigu, si bien que souvent les deux conduits paraissent, vers le point de leur union, comme étant parallèles; l'ouverture de la poche est donc dirigée du côté de l'entrée de l'oviducte.

On verra plus loin quelle est la structure de la première, de la deuxième glande annexe et de la poche copulatrice, ainsi que de leur contenu, et si, d'après cela, il est possible d'en assigner les fonctions probables.

Il restera à définir de chacune d'elles le rôle que jouent les trois renflements de l'oviducte, séparant la dernière partie, ou vaginale, du conduit vecteur femelle partent du carrefour.

[1] Il semblerait naturel de poser les organes comme ils se trouvent dans l'animal dont la position a été fixée dans les figures 1 et 2 de la planche I.

Mais quand on isole tout l'appareil comme cela est représenté figure 7 de la planche IV, instinctivement, sans réflexion, on place en haut la glande génitale comme étant la partie la plus importante et de là cette disposition qui, si on la supposait dans les animaux de la planche III, devrait être renversée. Du reste, la position naturelle a été respectée dans la figure 6 de la planche III. Ces observations suffisent pour lever les doutes que les mots *supérieur*, *inférieur* peuvent faire naître dans la lecture de la description.

Les expériences sont fort délicates, les observations difficiles sur des animaux aussi petits. Il n'est donc guère possible que de faire des suppositions. Nous reviendrons sur ce sujet après avoir fait l'étude de ces organes.

L'ouverture de l'oviducte au sommet (pl. IV, V̂) de la papille sous-branchiale a occupé Moquin-Tandon, qui pense qu'elle joue un rôle important dans l'accouplement. Nous reviendrons sur ce point de l'histoire de l'organe femelle après avoir étudié les organes copulateurs.

VIII

GLANDES ANNEXES DE L'ORGANE FEMELLE.

Première glande annexe (pl. III, IV et VIII, *ga*).— On a vu que cette glande s'ouvrait dans le bas du carrefour ou crible séparateur des produits mâles et femelles ; le liquide qu'elle fournit doit donc se mêler, dans cet organe, aux produits de la glande génitale qui y arrivent.

Quant à son action, tout ce qu'il est possible d'en dire, c'est qu'elle doit être favorable au développement du jeune.

Sa structure est facile à constater ; les différentes figures qui en ont été prises l'ont été sans s'aider d'aucun des réactifs ordinaires.

Il m'a été aisément possible de reconnaître sur des animaux durcis, fixés, comme on dit, combien l'action des différents liquides conservateurs avait une action délétère sur les éléments histiques de cette glande.

L'apparence de l'organe (pl. IV, fig. 7, *ga*) est caractéristique. Les acini ou culs-de-sac sécréteurs s'unissent deux à deux ; la dichotomie, un peu vague, paraît surtout à la périphérie de la masse glandulaire (pl. VIII, fig. 37). Le canal unique résultant de l'union de deux culs-de-sac s'abouche, le plus souvent, à un nouveau cæcum ou à la branche résultant de la soudure de deux nouveaux acini voisins ; de soudure en soudure des parties excrétantes, on arrive à voir se former des lobules et des lobes de la glande (fig. 7,

ga). En tout cela, rien autre de particulier à signaler que la netteté et l'évidence glandulaire et cellulaire de l'organe.

Dans son ensemble, la masse glandulaire est lavée d'une teinte très légère jaunâtre bistre, très effacée, ressemblant à la couleur de l'ambre, mais cependant suffisante pour la caractériser et la faire facilement reconnaître.

En outre, cette glande offre une transparence marquée de ses acini, ce qui la distingue de la deuxième annexe qui, plus granuleuse, semble plus opaque et beaucoup moins translucide ; on croirait, à la voir sur l'animal bien vivant, que le liquide qui remplit ses acini est comme huileux, réfractant assez fortement la lumière.

Abandonnée dans l'eau de la cuvette à dissection, son tissu s'endosmose incontestablement, mais la masse de la glande ne devient pas plus volumineuse et ne se transforme pas en une masse glaireuse.

Une particularité qui rend ses éléments caractéristiques, c'est que la cavité de chacun des acini composants paraît obscure, en sorte que, sur un dessin peu grossi, on rend très bien l'apparence par un trait de crayon un peu forcé occupant le milieu du cul-de-sac (pl. IV, fig. 7, *ga*). D'ailleurs, cette apparence est d'autant plus accusée que les parois des acini, réfractant vivement la lumière, paraissent très transparentes avec leurs bords fortement accusés par une ombre interne (cavité) et une ombre externe (bord libre extérieur). Ce caractère est traduit, dans la figure 7 de la planche IV. A l'aide des caractères extérieurs généraux, on n'éprouvera aucune difficulté à reconnaître la première glande annexe, dont la position est d'ailleurs suffisamment caractéristique. On la trouve, en effet, au fond de la cavité viscérale sous le foie, vers l'extrémité du cône ou sommet représenté par la coquille.

La *texture* est remarquablement lisible, sans qu'il soit besoin de s'aider de l'action de liquides ou de colorants. J'ai préféré publier des dessins faits d'après les préparations naturelles en coupes optiques, qui donnent une idée bien plus exacte de l'organisation que

les coupes en série sur des glandes macérées et soumises aux manipulations nombreuses des procédés le plus souvent employés.

Dans la figure 37 de la planche VIII se trouvent représentés quelques acini dessinés à un faible grossissement ; leurs cavités sont grandes ; elles paraissent toutes couvertes de fines bosselures dont on trouve l'explication dans les figures 38 et 40.

Les cellules qui composent les parois sont allongées, leur grand diamètre étant dirigé perpendiculairement à la surface des acini (fig. 38) ; leur extrémité, opposée à celle qui les fait adhérer à la couche mince enveloppante des culs-de-sac, étant libre dans la cavité, est arrondie (fig. 40 et 38). C'est l'ensemble de ces extrémités libres qui, sous un faible grossissement, fait paraître le fond de la cavité acinienne comme granuleux (fig. 37).

La transparence des cellules (fig. 40 et 41) est très grande, leur contenu est un liquide légèrement jaunâtre ambré; c'est lui qui donne la couleur générale à la glande.

Le noyau est tantôt finement granulé, assez gros et présentant toujours un nucléole brillant, tantôt transparent comme une vésicule germinative et toujours avec un nucléole (fig. 40).

Dans le cas où l'on fait agir l'acide acétique sur les éléments de la glande, les cellules deviennent naturellement plus transparentes, le noyau paraît alors relativement plus grand (fig. 39) et entouré souvent d'un nuage granuleux, qui, sans doute, est dû à la coagulation du protoplasma [1].

En général, le contenu protoplasmique de ces cellules est très transparent et fortement réfringent. Aussi, quand les cellules deviennent libres, elles reprennent leurs limites sphériques et paraissent comme un peu obscures sur leur pourtour (fig. 41).

Le dessin (fig. 40 et 41, pl. VIII) qui suit ce mémoire a été fait à une époque où il n'était guère question du *Nebenkern*. Ce qui frappe

[1] Cette figure 39 est dessinée sur un lambeau de la glande à un fort grossissement, 700 diamètres environ. En tenant compte de cette condition, elle ne paraîtra pas en contradiction de ce qui vient d'être dit.

en le voyant, c'est qu'à côté du noyau, parfaitement caractérisé, on découvre toujours un granule isolé et coloré. Est-ce un *Nebenkern?* — Dans la figure 39 représentant une parcelle de tissu de la glande traitée par l'acide acétique, ce granule a disparu.

Une particularité que présente cet épithélium remarquable, quant à la simplicité de sa structure, c'est la facilité (fig. 3) avec laquelle ses éléments se détachent et fuient sous la pression, pour ainsi dire, en glissant entre eux et reprenant leur forme sphéroïdale précédée d'un état piriforme quand leur extrémité est encore engagée dans les espaces intercellulaires; ce qui prouve que ces éléments, lâchement unis, se détachent et tombent facilement dans les cavités des acini (fig. 40).

Quelques-unes des cellules renferment, flottant dans leur liquide, des granulations très fines, et, quand on obtient le liquide contenu dans les culs-de-sac au milieu de cellules sphériques, de noyaux isolés, on voit ces granulations ayant un mouvement brownien très actif.

On retrouve ici, comme dans les autres parties de l'appareil, des cellules plus petites à la base externe des grandes, qui semblent s'insinuer entre celles-ci, et, tout naturellement, on se laisse aller à supposer que ces petites cellules ayant une forme polygonale par suite de la compression exercée sur elles par les grandes, sont les jeunes venant remplacer ces dernières, mûres et tombées dans la cavité en produisant le liquide de la sécrétion.

Ces idées sont-elles d'accord avec les dernières opinions sur l'évolution des cellules? On n'est pas entièrement éclairé sur le mode de production du liquide sécrété. Est-il une exsudation au travers de la paroi de la cellule qui l'a produit? Est-il le résultat de la déhiscence des cellules de l'épithélium? Est-il enfin sorti des cellules qui, détachées, tombées de l'épithélium, ont éclaté dans la cavité de la glande? Toutes ces opinions ont eu cours. La théorie de Goodsir a longtemps été professée pour l'épithélium intestinal. Faut-il l'abandonner définitivement et quel choix définitif faut-il

faire dans les différentes alternatives qui viennent d'être rappelées ? Il n'est pas douteux que, pour l'œuf et le spermatozoïde, il y a chute de cellules modifiées et reproduction de cellules dans l'épithélium germinatif. Et s'il y a chute des éléments produits, puis continuation de la sécrétion, il faut bien nécessairement qu'il y ait renouvellement et production de cellules nouvelles. Or cela doit incontestablement avoir lieu pour les produits sexuels.

Lorsqu'il s'agirait de la sécrétion glandulaire ordinaire, il faudrait admettre qu'il n'en serait plus de même d'après quelques cytologues. Bien évidemment le dernier mot n'a pas été dit sur la théorie des sécrétions. Mais un fait n'est pas à mettre en doute — un liquide jaunâtre albumineux est sécrété par la première glande annexe. — Comment est-il versé dans la cavité de la glande ? C'est là le point qu'il reste à fixer.

Je n'ai jamais trouvé de cellules de cette glande déchirées ou déhiscentes ; elles se détachent de l'épithélium, qu'elles forment avec la plus grande facilité, sous la moindre pression. Je ne les ai point suivies dans les canaux excréteurs de la glande.

Une dernière observation. Tout le tour des acini, formant une légère et mince couche, se trouvent des cellules plates (fig. 37, 38, 40, *n*, *n*, *n*), dont le noyau seul accuse la présence. L'ensemble de ces éléments produit une membrane délicate, qui est l'enveloppe externe du cul-de-sac que tapisse l'épithélium sécréteur du liquide.

Dans l'une des figures (38), une coupe optique a été dessinée, dans laquelle le foyer de l'objectif a été mis au point sur le diamètre même de l'acini. Il semble, en comparant un tel dessin avec l'une des coupes en série qui sont si multipliées, que l'on a une idée bien différente sur la structure de la glande. Dans un cas, on trouve l'élément divisé et représenté par une projection en surface sur un plan unique ; dans le second, on voit les couches cellulaires, avec leurs différents plans de situation, avec les extrémités libres et bombées des cellules, enfin avec le contenu granuleux et nucléaire flottant dans la cavité de l'acinus, qui donne une idée vraiment plus vraie,

plus vivante, de l'état naturel des choses. Je répète qu'après avoir essayé des durcissements et des coupes dans la paraffine, je crois que la vue d'une coupe optique, comme celle que présentent la figure 38 et la figure 40, donne une idée tout autre de la structure de ces glandes, que les coupes après l'action des réactifs, qui altèrent profondément des tissus aussi délicats.

Dans cette même figure, on reconnaît les noyaux écartés et les lames minces des cellules composant l'enveloppe externe du cul-de-sac glandulaire.

Quelle est la fonction de cette première glande annexe ?

Son liquide, très légèrement jaunâtre ambré, cause de la couleur de la glande, a peut-être une action bienfaisante sur les éléments sexuels qu'il baigne dans le carrefour. Peut-être a-t-il une fonction nutritive ; car, à ne tenir compte que de sa légère couleur, on le trouvera dans les coques où les œufs sont enfermés pendant la ponte — mais ce ne sont là que suppositions. Les chercheurs du pourquoi des faits biologiques nous éclaireront sans doute sur les fonctions des différents liquides servant à l'accomplissement des actes de la reproduction.

Il reste aussi à déterminer l'action, s'il en a une, de ce liquide sur le spermatozoïde tombé dans le carrefour.

Deuxième glande annexe (pl. VIII). — Tout autres sont la situation, la couleur, la structure intime et l'apparence qui en résulte de la glande qu'on trouve attachée au sommet de l'angle que forme l'oviducte renflé en trois dilatations après le carrefour ou crible génital (glande *gb*, à laquelle on peut adjoindre *gc*, *ge*). A l'extérieur, la glande en bon état, avant d'avoir absorbé l'eau par endosmose, paraît toute mamelonnée. Ses lobules se touchent et n'offrent plus cette dichotomie, cette transparence et cette apparente vacuité des acini qu'on vient de rencontrer dans la première glande annexe. Que, dans la planche VIII, l'on compare la figure 37 et la figure 43, et la différence entre les deux glandes sautera aux yeux.

Les extrémités des lobules présentent trois ou plusieurs bosselures, inégales, irrégulières, qui sont loin de ressembler à ces subdivisions constatées dans la première glande. Néanmoins, on y reconnaît, sous un faible grossissement, des lignes foncées indiquant la division des culs-de-sac dans tous les cas fort peu accusés.

Sous un plus fort grossissement, à 400 ou 500 diamètres, l'on décompose chaque lobule en acini irréguliers dans le fond desquels paraissent (pl. VIII, fig. 43, 44, 45) des cellules grosses, arrondies ou polyédriques, à parois délicates et faciles à rompre, qui, sous la plus légère pression, éclatent et laissent échapper (fig. 43, partie, *a*) un noyau de moyenne taille perdu au milieu d'innombrables granulations produisant, lorsqu'elles sont mélangées à l'eau, des masses glaireuses, filantes.

Quand on emploie, ce qui est nécessaire, des grossissements de 700 à 800 diamètres, ces noyaux, très finement granulés, paraissent, toutes proportions gardées, beaucoup plus gros que sous les faibles grossissements. Je dis toutes proportions gardées, car il est bien évident qu'en employant des objectifs plus puissants, les parties doivent paraître plus grandes et plus espacées.

La propriété qu'ont les glandes à granulations de produire des masses glaireuses a fait nommer cette glande la *glande à mucus.*

Son histologie est non moins claire que pour la glande précédente, quoique la propriété dont elle jouit de rendre l'eau filante et mucilagineuse ne permette guère d'en donner une coupe optique comme dans l'exemple précédent. On ne voit bien les éléments de son épithélium bossué et à éléments inégalement gonflés que sur des parcelles fort petites de ses culs-de-sac sécréteurs (fig. 45 et 46).

Aussi, à cause des innombrables granulations intracellulaires, à cause aussi de la délicatesse des parois de la cellule et de ses ruptures faciles dues à leur gonflement endosmotique, dans les échantillons soumis à l'examen, les plus vivants possible, éprouve-t-on quelques difficultés à voir les cils vibratiles. Incontestablement (fig. 46) ils

existent, et leur présence s'explique par la nécessité de faire circuler les mucosités produites par les granulations.

Une remarque semblable à celle qui, déjà, s'est produite plusieurs fois à propos des limites des organes trouve ici encore sa place. L'épithélium granuleux, à grosses cellules, qui tapisse les culs-de-sac sécréteurs, est entouré, limité, fixé par une lamelle de tissu conjonctif formé de cellules minces étalées en membrane ; peut-être ici les cellules de la lame formant tunique des acini sont-elles plus grandes que dans les exemples précédents (fig. 44, *n'*).

Les Ancyles sont calculeux.

Aussi, dans leurs tissus, on rencontre, disséminés dans des cellules, des corpuscules calcaires proprement dits, ainsi qu'on l'a vu à propos des glandes génitales çà et là disséminées. La deuxième glande accessoire n'échappe pas à cette sorte de règle, et tout autour d'elle on voit des grains réfractant vivement la lumière et disparaissant avec effervescence dans les acides. Ce sont des concrétions calculeuses de nature calcaire.

Quelles sont les fonctions de cette seconde glande? Nous chercherons à répondre à cette question à propos de la ponte.

Disons seulement que, dans tous les Mollusques pondant des œufs non composés, mais à ovules constitués sur le plan général holobastique, à vitellus peu développé, le germe est ordinairement entouré d'un liquide qu'à bon droit on peut regarder comme un élément nutritif surajouté, enfermé ensuite dans une coque plus ou moins solide, qui, pour sortir d'un oviducte fort étroit, comme dans l'exemple que nous étudions, doit être entouré d'un mucilage facilitant son glissement.

La glande à mucosité paraissant exister toujours quand ces conditions se présentent, il est naturel de lui attribuer un rôle spécialement destiné à faciliter la sortie des œufs enfermés dans des coques résistantes.

Il est également nécessaire de rappeler que le contenu granuleux

de la cellule de cette glande ne peut produire la mucosité que s'il est tombé hors des parois de la cellule. C'est encore la même question de déhiscence ou de mort de l'élément cellulaire caractéristique qui se pose ici.

Vésicule copulatrice (pl. IV, fig. 7, 8, 9 et 10). — On donne ce nom à cette poche plus ou moins pédonculée s'ouvrant dans la première partie de l'oviducte dans laquelle s'accomplit l'acte de la copulation, et qu'à ce titre il est juste d'appeler *vagin* (fig. 7, *vc*).

On retrouve cette disposition dans plus d'un groupe du règne animal, et ce nom a été certainement importé dans la nomenclature anatomique des Mollusques en l'empruntant à celle des Insectes où l'on rencontre cette poche bourrée, comme chez les Lépidoptères, des débris des verges des malheureux mâles ayant perdu leur armature génitale dans la lutte pour la propagation de l'espèce.

L'identité de position, la rencontre des filaments spermatiques dans cette vésicule ont fait comparer et homologuer cet organe chez les différents animaux. Les naturalistes ont été conduits à cette opinion que, dans tous, l'homologie était complète.

On admet que le sperme est déposé dans la vésicule et qu'il sort au moment où l'œuf passe devant l'orifice, recevant ainsi le baptême de la fécondation, l'imprégnation du spermatozoïde.

Quoi qu'il en soit de cette opinion qui fixe le lieu où doit se produire la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, et qui n'est qu'une présomption, mais une présomption admise par beaucoup d'auteurs, voici ce qu'est la structure de cette vésicule et ce qu'est son contenu.

Sous une lame mince, plus résistante que dans les organes précédents, qui enveloppe toute la poche et dont on voit sans réactifs les éléments à noyaux, on observe une couche de cellules relativement volumineuses, polyédriques par leur base (pl. IV, fig. 11), reposant sur la lame mince dont il vient d'être question, mais arrondies en sphères du côté de leur extrémité libre regardant l'intérieur de la cavité. En coupe optique, on voit chacune des cellules (fig. 10, pl. IV)

faisant saillie dans la cavité et s'y terminant par une partie bombée par une calotte sphérique.

L'apparence que fournit cette coupe optique prise à un assez fort grossissement, rappelle celle qu'on voit figure 38, pl. VIII. Avec cette différence qu'ici les cellules sont moins allongées, moins serrées vers leur extrémité libre, beaucoup plus volumineuses et massives, ayant surtout un contenu granuleux très évident.

De plus, les cellules de la poche copulatrice, en produisant un épithélium, forment, contre la face interne de la lame d'enveloppe, un réseau polygonal qui se traduit par des espaces transparents limités, eux aussi, par des lignes obscures délicates ; il est facile de reconnaître que cette apparence (fig. 8, pl. IV) est due à l'épaisseur même des parois des cellules. Ce qui explique la résistance comme un peu cartilagineuse des parois de la poche copulatrice.

Enfin, vers leur fond, c'est-à-dire dans le point de leurs adhérences, ces cellules sont remplies de très fines granulations qui, sous un grossissement de cinq cents à six cents fois, ressemblent à un pointillé très fin (fig. 10, pl. IV). Dans cette partie, le protoplasma intérieur paraît plus dense, plus massif et moins transparent que dans la calotte de l'extrémité libre où une zone transparente entoure le noyau placé dans cette partie. Quant au noyau lui-même, il n'est pas volumineux ; il est peu granuleux, et l'action de l'acide acétique, tout en le rendant plus évident, le condense et le rapetisse (fig. 9).

Ces différentes conditions rendent compte de la résistance qu'on éprouve, sous la pince à dissection, en prenant une parcelle de la vésicule copulatrice.

Le contenu, habituellement coloré terre de Sienne non brûlée ou rougeâtre, ou mieux ocre rouge, est formé de deux matières fort distinctes. L'une d'elles, la colorée, est due à une concrétion que, très naturellement, on serait, en raison de la même teinte, tenté de considérer comme ayant pour origine les granulations de cette couleur qu'on a vues dans l'ovaire et qui peuvent être regardées

comme matières de rebut ou de dégénérescence des cellules inutilisées. Entraînées par les courants vibratiles, elles pénétreraient dans la poche copulatrice. A quel moment aurait eu lieu cette pénétration ? Il est difficile de le dire, car ce n'est là qu'une supposition.

L'autre partie est en forme de magma, composé d'une matière visqueuse plastique, tenant emprisonnées dans quelques individus d'innombrables particules qui ressemblent à des têtes de spermatozoïdes (fig. 9, *s*).

C'est justement la présence de ces éléments fécondateurs mâles, que l'on a décrits chez d'autres animaux, qui ont fait préjuger chez les Mollusques de la fonction de cet organe.

Si les fonctions qu'on lui attribue sont bien telles qu'elles viennent d'être rappelées, il faudrait admettre que l'extrémité de la verge pénètre dans le col de la poche et que l'éjaculation la remplit de liqueur séminale ; que l'Ancyle servant comme femelle, ayant fait pendant l'accouplement une provision de spermatozoïdes, les utilise pour féconder ses différentes pontes ; puis que, changeant de rôle et devenant mâle à son tour, sa poche copulatrice entre au repos et que les filaments s'empâtent dans un liquide visqueux, soit arrivé par l'oviducte, soit sécrété par les parois mêmes de la poche, soit lancé pendant l'éjaculation.

L'acide acétique met en lumière l'existence de ces corpuscules ressemblant à des têtes de spermatozoïdes de la façon la plus remarquable; dans tous les cas, l'existence de la queue est plus difficile à constater, soit qu'elle ait disparu, soit que l'acide acétique et la mucosité dans laquelle elle est plongée n'en rendent l'observation difficile ou impossible.

Par de nouvelles observations, la vésicule copulatrice prise chez la femelle séparée du mâle, pendant la copulation, ne m'a pas paru renfermer de spermatozoïdes. J'ai multiplié les observations, et si, dans quelques cas (on en trouvera le dessin planche IV, fig. 9), la présence des têtes de spermatozoïdes ne semblait pas douteuse après traitement par l'acide acétique, dans le cas des Ancyles des Albères

qui ont fourni les matériaux à ces nouvelles observations, il n'a pas paru que cette poche fût un réservoir de sperme, car, s'il en était ainsi, après et pendant une copulation, elle devrait renfermer des spermatozoïdes actifs et en bon état.

Les doutes qu'on peut émettre sur les fonctions de cette vésicule et sur le point où s'accomplit la fécondation persistent donc et ne peuvent être levés que par de nouvelles observations.

Les réactions que l'on met en pratique par la technique histologique modifient d'une telle façon les cellules, que l'on peut dire qu'après l'action des réactifs elles sont méconnaissables. J'ai donc, pour les glandes accessoires et la vésicule copulatrice, cru utile et intéressant de prendre des dessins représentant les éléments au naturel; il m'a semblé qu'on avait ainsi une tout autre idée de ces organes en les voyant pour ainsi dire vivants et groupés comme ils le sont, sans être ridés, contractés et profondément modifiés.

Oviducte et ses dilatations. — Il importe de revenir sur les trois dilatations de l'oviducte comprises entre le carrefour et le pédoncule et la poche copulatrice, afin de faire remarquer que ces parties à parois épaisses doivent certainement jouer un rôle dans l'accomplissement des phénomènes de la fécondation; il faudrait, pour bien juger de leur action réelle, faire quelques nouvelles observations. Nous reviendrons sur ces questions à propos de la ponte.

IX

ORGANES EXCLUSIVEMENT MALES.

(Pl. VI.)

Il importe de reprendre la description du canal spermatique à partir du point où l'on a vu les deux éléments sexuels se séparer dans le crible C (pl. VI, fig. 26 et 27, C).

Première partie du canal spermatique. — Immédiatement après le carrefour, le canal spermatique se recourbe brusquement et se porte

en arrière et à gauche ; puis, se courbant de nouveau à angle droit, se porte à droite et, après quelques flexions, passe en avant de l'oviducte (fig. 7, pl. III) et du col de la poche copulatrice, pour atteindre la fin de l'oviducte auquel il s'accole d'une façon si intime, que, sans une dissection fort délicate et laborieuse, on pourrait croire à l'union de deux canaux (*id.*, fig. 7, dans le point V).

A partir du point où le canal a rapidement diminué de diamètre, il reste cylindrique, grêle, et mérite le nom de *canal déférent;* il arrive ainsi à la base de la verge, dans laquelle il plonge (*id.*, fig. 7; suivre le canal *sd* jusqu'à la verge V*g*).

Remontons à son origine.

Immédiatement après sa séparation avec le canal femelle (en C), il grossit beaucoup, et sur son côté antérieur paraissent trois, quelquefois quatre cæcums échelonnés et de taille différente (fig. 7, *cd*).

Il n'est guère possible de savoir si Moquin-Tandon a vu ces différentes parties de l'appareil. Il indique bien, dans la figure 34 de sa planche XXXV, qu'il y a « *v'*, espèce de cæcum ou diverticulum du même canal » ; comme, d'ailleurs, il emploie des expressions empruntées aux animaux supérieurs, il est difficile de s'entendre. Ainsi dans cette figure 34, on voit très bien qu'il n'a pas établi la distinction entre les deux glandes accessoires, et il n'y signale que la *glande de la glaire* qui paraît, d'après la description (p. 176 du tome Ier), être la première annexe (*ga*) ; or, on l'a vu, une grande différence sépare les deux glandes annexes. Dans son travail, s'il y a des indications générales, la précision manque pour la distinction de quelques organites bien différents.

Ces trois cæcums et la partie dilatée qui les porte ont une structure qui rappelle celle des conduits spermato-ovariques, que l'on a vus remplis de spermatozoïdes. Toutefois, il y a cette différence que l'épaisseur de leurs parois étant beaucoup plus grande, les cellules qui les forment sont bien souvent sur deux rangs ; elles sont, néanmoins, plus allongées que larges (fig. 47 et 48 de la planche VIII). Elles semblent aussi plus denses ; leur contenu est, à certains égards, plus

épais, beaucoup plus granuleux, les noyaux devenant moins obscurs sous l'action de l'acide acétique.

Dans les extrémités des culs-de-sac, les cellules sont plus allongées que dans la partie étalée du canal (fig. 47), mais aussi elles sont couvertes de cils d'une très grande longueur (fig. 48) qui s'agitent avec activité déterminant dans ces cavités des courants vifs qui doivent faire avancer rapidement le contenu de la cavité de l'organe. Je n'ai pas trouvé dans ces culs-de-sac d'amas de spermatozoïdes, comme dans les culs-de-sac de l'ovospermiducte.

Très probablement, les trois culs-de-sac doivent produire quelque liqueur adjuvante pour aider l'action des spermatozoïdes.

Canal déférent. — Compris entre les cæcums qui viennent d'être décrits et la verge, il n'offre que deux particularités anatomiques à signaler.

Il est cylindrique, à parois épaisses et garni intérieurement d'un épithélium à cils vibratiles très actifs, déterminant un courant dirigé des profondeurs de l'organe vers l'extérieur, soit de la glande vers le pénis.

Le premier fait anatomique qu'il faut signaler est son accolement contre l'oviducte, au point exactement où celui-ci va traverser les parois du corps pour s'ouvrir au sommet de la papille vulvaire.

Le canal déférent (pl. IV, fig. 7 en V) qui est arrivé en avant sur l'animal (en dessous, dans le dessin, de l'oviducte) passe, en faisant une première anse, sur son côté gauche ; puis, après l'avoir un peu dépassé, revient brusquement en sens inverse pour repasser en avant sur l'animal (en dessous, sur le dessin) et prendre sa nouvelle direction au côté interne de la dernière partie du canal femelle. Cette sorte de circonvolution, fort trompeuse sur des animaux aussi petits, ne peut être reconnue que par une dissection fine, très attentive. Elle est signalée par Moquin-Tandon.

Le canal déférent, redevenu interne par rapport à la partie femelle, chemine vers la tête, mais se glisse entre les téguments et la

partie supérieure du muscle columellaire, arrive ainsi à la limite de ce muscle et rentre alors, en se courbant, vers l'intérieur de la cavité générale pour venir plonger dans la base du cône de la verge.

Toujours grêle, cylindrique et à parois épaisses, il disparaît à côté du flagellum dans l'organe copulateur, que nous allons maintenant étudier.

X

APPAREIL COPULATEUR.

Verge (pl. IV et pl. VII). — L'organe copulateur des animaux supérieurs a reçu, dans ses parties composantes, des noms ayant pris un tel droit de domicile dans le langage scientifique descriptif, qu'on est tout naturellement porté à les employer dans les descriptions des autres animaux.

Le *pénis* est l'organe tout entier. Le *gland* est la partie terminale. Le fourreau ou le *prépuce* est la partie qui enveloppe la partie terminale. Trouve-t-on ces parties dans l'Ancyle ?

Ici l'on a une complication qui déroute la précision de cette nomenclature, une glande vient s'ouvrir à côté de la terminaison du canal spermatique. Le gland, qui n'a guère la forme que rappelle ce nom, est pourtant la terminaison du canal déférent. Il est aigu et ressemble plutôt à un dard qui se retire dans un fourreau mince, qui serait, en établissant la comparaison avec les animaux ayant fourni la nomenclature, le véritable prépuce (fig. 30, pl. V, (*g*) gland, (*p*) prépuce).

Ce prépuce s'ouvre dans une sorte de cloaque où l'on voit, à côté et à la base du gland, la fin et l'ouverture du flagellum (fig. *id.*, F, orifice et fin du flagellum).

Cette disposition, montrée avec une parfaite exactitude dans la figure 30, pl. VII, trouble un peu le sens et la valeur des mots.

Si l'on compare cette figure à celle de la même planche (fig. 29), on voit la verge ou le pénis à moitié évaginé sortir en dehors de l'ori-

fice, dont la position en dessous du tentacule gauche a été indiquée dans la première description générale.

A l'état de repos, le corps pénial est intérieur ; on le trouve sur le côté gauche du bulbe radulaire, qu'il repousse un peu vers le côté droit et en haut de la partie supérieure gauche du muscle columellaire (pl. III, fig. 6). Dans cette position, il représente exactement une toupie un peu aplatie, dont le clou serait le sommet du gland, dont la queue serait formée par les deux conduits rapprochés du flagellum et du canal éjaculateur terminant le canal déférent qu'on peut simplement nommer *spermatique* (pl. III, fig. 6, V*g*, et pl. IV, fig. 7, V*g*, *pr*).

C'est ce corps trochiforme qui constitue le pénis et qui doit être décomposé en plusieurs parties.

Lorsque le sommet du pénis commence à faire saillie au dehors (fig. 29, pl. VII; *g*), il est entouré à sa base par les bords relevés de l'orifice génital mâle appartenant aux téguments, et, dans cette position, les bords de l'orifice ressemblent bien à un fourreau, à un vrai prépuce. C'est cette partie du tégument invaginé qui constitue un véritable *premier prépuce* et donne la forme de toupie à l'ensemble de l'organe. Quand on enlève l'organe copulateur rentré, on peut, avec des aiguilles, dissocier cette enveloppe, et alors apparaît le *second prépuce*, qui a été pris pour le gland, et c'est celui-ci qui est aplati et qu'on voit pendant l'accouplement (pl. III, fig. 2).

Mais, si on l'enlève et le comprime un peu, on reconnaît, dans son intérieur d'abord, les deux conduits (fig. 30, pl. VII) du flagellum et du spermiducte côte à côte et venant s'ouvrir, l'un (le flagellum) dans le fond du cul-de-sac formant cloaque, l'autre, dans la verge qui fait saillie dans ce cloaque. Celle-ci est aiguë et ressemble à une alène.

Les parois du cloaque font partie de la couche interne du corps trochiforme qui s'est invaginée et qui s'évagine une première fois à moitié quand le sommet, très aigu, filiforme, du gland paraît seul au dehors. D'où l'apparence (fig. 7, pl. IV) d'une double invagination.

On le voit, suivant l'état dans lequel on observe le pénis, on peut prendre pour le prépuce des parties différentes. Dans les deux figures 29 et 30 de la planche VII, on voit nettement, en les comparant, ce qu'il faut nommer *premier prépuce* ou tégument invaginé, *deuxième prépuce* ou corps aplati pris pour la verge; enfin, *cloaque préputial*, la cavité formée par le deuxième prépuce et renfermant le gland et l'orifice du flagellum.

Le sens des termes étant ainsi précisé, la description devient à la fois plus claire et plus facile.

Le *gland* (pl. VII, fig. 30, *g*), ou partie terminale de la portion du canal éjaculateur (*scd*) pouvant devenir saillante, est un cône très allongé, dont la base, élargie, s'est épaissie en donnant attache à la limite inférieure du prépuce; on voit, au milieu de cette base, arriver la fin du canal déférent ou partie éjaculatrice, dont les tissus se continuent avec ceux de la base épaissie de la verge.

Dans cet épaississement, le conduit central est plus large et les cils vibratiles plus longs et plus puissants.

Vers le sommet très aigu, pointu, effilé, semblable à une alène, on perd de vue, sous même de forts grossissements, la lumière du canal intérieur qui y existe sûrement, mais dont les contractions énergiques rapprochent les parois tout près de la pointe et en font disparaître les traces.

La structure du gland est facile à mettre en évidence à l'aide simplement des colorations par les solutions de carmin, aidées par l'action de l'acide acétique.

L'extrémité effilée prend la couleur d'une façon remarquable (fig. 31)[1] et montre des séries de noyaux d'un fort volume, allongés, dont le plus grand diamètre est perpendiculaire à l'axe du cône, dont le nombre est d'autant moindre que l'on s'approche plus du sommet aigu du pénis. Sous la pointe même, on ne trouve que deux noyaux placés l'un au-dessus de l'autre, puis deux placés horizon-

[1] Dans cette figure, les noyaux sont très fortement ombrés pour remplacer l'apparence que donne la couleur.

talement, et progressivement le nombre augmente en séries transversales.

Entre les noyaux et les limites du corps, on distingue des lignes faibles qui correspondent vaguement aux parois des cellules composantes.

Avec un grossissement de 600 à 700 diamètres, on ne découvre pas l'orifice qui doit se trouver au sommet de l'organe, tant les éléments se sont tassés et serrés pendant les manipulations histologiques.

Sans être coloré, le gland, sous un grossissement moyen, paraît strié transversalement, et les striations fines et parallèles correspondent aux séparations des cellules qui le composent.

Le gland en forme d'alène semble formé de tissus assez fermes pour être dans un état constant de rigidité, qui lui permet assez de tension pour pénétrer dans l'organe femelle. Il suffit évidemment qu'il soit projeté au dehors, pour pouvoir arriver à introduire sa pointe dans la papille vaginale et ainsi arriver jusque...? vers la poche copulatrice, dit-on.

Si la structure du gland offre quelques particularités, le bord du bourrelet formant l'orifice du deuxième prépuce (pl. V, fig. 29, *pr*) est aussi constitué par une série de cellules dont il importe de signaler la disposition.

L'épithélium est formé de cellules en palissade, très serrées les unes contre les autres, dont les noyaux paraissent très régulièrement placés sur une ligne parallèle aux contours de l'organe. La partie extérieure de la cellule est transparente et infiltrée évidemment de chitine; les noyaux sont rangés en ligne, tout près de la base adhérente de la cellule. Il résulte, de là, qu'on aperçoit la bande qu'ils forment tout contre la limite du pénis et, au delà d'eux, en dehors la couche transparente chitineuse qui est évidemment protectrice.

Quant au canal spermatique, il offre aussi une structure qu'il est facile de constater en s'aidant de l'action des colorants, et même sans elle.

Sans les colorants, on voit clairement deux couches cellulaires parfaitement distinctes (pl. VII, fig. 33, *ci*, *ce*).

D'abord, on remarque que la cavité dans laquelle s'agitent activement de nombreux et forts cils vibratiles, dans la direction de l'extérieur, est fort étroite (*ca*) ; que, de chaque côté d'elle, se trouvent deux couches cellulaires, l'une (*ci*) à éléments fort petits comparativement à ceux qui sont placés plus en dehors (*id.*, *ce*). Ces petites cellules de la couche interne sont épaisses et à peu près cubiques ou polyédriques, ayant des proportions égales dans tous leurs sens.

Quand on colore le canal déférent en totalité et qu'on fait agir ensuite l'acide acétique, la distinction des deux couches devient très manifeste (fig. 32, pl. VII, *ci*, *ce* [dans cette figure non colorée, les noyaux ont été fortement gravés]) ; autour du canal, le carmin a coloré les noyaux plus multiples qui y sont très rapprochés et dont les couches superposées causent une coloration uniforme et diffuse dans les plans inférieurs à la couche qui, elle, est au foyer.

Sur ces mêmes préparations fortement colorées par les imbibitions, l'autre couche, l'externe, se montre avec tous ses caractères que, du reste, on peut aussi reconnaître sans employer les réactifs.

Les cellules ont leur grand diamètre situé dans le sens de la longueur du canal ; elles ont trois ou quatre fois la grandeur des cellules de la couche interne, et tandis que dans ces dernières tous les diamètres sont égaux, ici l'un d'eux, celui qui est parallèle à l'axe du conduit, est beaucoup plus grand ; les noyaux paraissent ainsi allongés et s'imprègnent très fortement de couleur. Leur chromatine est tellement abondante, les grains en sont si tassés et rapprochés, que les noyaux ne forment que des amas opaques et rouges. Dans la figure 32 (pl. VII) vue à 600 diamètres, on peut compter les couches de cellules d'après le nombre des noyaux ; deux et trois éléments cellulaires stratifiés suffisent à former la couche externe.

Le *Flagellum* est un long tube qui serpente entre les organes.

En partant de la base du pénis, il descend jusque dans le voisinage

de la glande ovarospermatique et s'approche de plus en plus du côté gauche, en laissant les organes à droite et longeant la face interne de la partie supérieure du muscle columellaire gauche (pl. III et IV, F, flagellum).

Arrivé à la base du cône pénial, il devient tout voisin du spermiducte dont il se distingue facilement, car il est rigide et tout droit (pl. VII, fig. 29, F), tandis que le canal séminal est, dans l'enfoncement de cette base, plusieurs fois contourné et pelotonné.

Le flagellum est non seulement un organe simple, mais encore une glande des plus simples. On ne saurait mieux le comparer, quant à sa forme, qu'à une glande sudoripare de la peau des animaux supérieurs, de l'homme, par exemple.

Il doit produire un liquide certainement utile à l'accouplement.

En tant que glande, on doit trouver dans sa composition deux parties différentes, l'une sécrétante, l'autre excrétante. La distinction est si nette que l'histologie de cet organe offre un véritable intérêt.

Si l'on soumet son extrémité en cul-de-sac arrondie en tête de massue, après avoir dépelotonné le paquet que forme cette terminaison, on y voit avec grande évidence, dans l'épaisseur de ses parois, des cellules de trois ordres.

Les unes, tout à fait extérieures, forment une couche mince ; elles sont aplaties et décelées surtout par leur très petit noyau et les lignes qui représentent leur épaisseur (pl. VII, fig. 34, *a*). Cette couche est identique à toutes celles que l'on a vues tapisser les divers parties de l'appareil génital.

Les autres, recouvertes par celle-ci, constituent le parenchyme glandulaire ; elles sont devenues polyédriques par l'effet de la compression réciproque qu'elles exercent les unes sur les autres ; elles sont de belle taille (fig. *id.*, *b*) et de deux ordres. Les plus nombreuses présentent un contenu clair, dans le milieu duquel est un beau noyau finement granuleux, facile à voir sans action des réactifs ; on en voit d'autres, semées de loin en loin, dont le contenu est formé de glo-

bules variés pour leur volume, mais transparents et parfaitement sphériques (*id.*, fig. 34, *c*).

Dans les produits de la sécrétion qui occupe la lumière du canal du flagellum, on trouve de ces globules sphériques de toutes tailles qu'entraînent les mouvements actifs causés par les cils des parois du canal (*id.*, fig. 35, *c*).

C'est dans le cul-de-sac et sa partie voisine que les cellules sont les plus évidentes, régulières et faciles à observer; dans le reste de la longueur, comme le diamètre du flagellum diminue, les cellules sont moins distinctes, et la lumière du canal qu'elles laissent entre elles est moins grande. Les parois sont formées d'une seule couche de cellules à grand diamètre perpendiculaire à l'axe du canal (pl. VII, fig. 36).

Dans le point où le flagellum cesse d'être glandulaire quand il devient canal excréteur, point marqué par un rétrécissement très net, il est fort intéressant de voir ce que deviennent les deux couches de cellules.

Arrivée au point (fig. 34, R et 29) où le canal éprouve brusquement un rétrécissement du simple au double, la lame extérieure la plus mince, composée d'une seule couche de cellules très plates qu'accusent seuls les noyaux, se modifie. Ses cellules deviennent plus épaisses, moins comprimées, leur largeur diminue aussi beaucoup, et au lieu de ne former qu'une seule couche, elles se superposent en deux et trois assises (fig. 35, *ce'*). Il est fort instructif, au point de vue des transformations histologiques, de voir le passage de l'une à l'autre de ces deux parties d'une même membrane composant le revêtement extérieur d'un organe.

La couche interne épithéliale que nous avons considérée comme épithélium sécréteur diminue également d'épaisseur, ses éléments cellulaires se condensent et prennent une consistance plus ferme.

On peut suivre aussi sur cette couche interne la transformation successive des éléments depuis le point où ils sont sécréteurs jusqu'au point où ils forment l'épithélium résistant qui, doublé de la

couche plus épaisse extérieure, donne au conduit la rigidité qu'on remarque à son arrivée à la base du pénis.

La figure 35 de la planche VII mérite une attention toute spéciale. La ligne R indique la limite qui sépare les deux parties, elle correspond au rétrécissement subit qui répond à l'union des deux parties. Qu'on y étudie la disposition des deux couches de cellules, et l'on verra l'externe devenir plus épaisse et l'interne se transformer en s'amincissant.

Entre la tête (fig. 34) et la partie dont il vient d'être question (fig. 35), le flagellum présente la structure glandulaire (fig. 36), les cellules, dans son milieu, sont grandes, et la lumière ou canal du centre est peu étendue.

Reste le point d'arrivée du flagellum dans le cloaque du pénis.

Tout près de son ouverture dans la cavité où fait saillie le gland en partie enfoncé dans son prépuce, le canal s'élargit, ses parois se dilatent un peu et son ouverture ressemble à un infundibulum dont la paroi voisine du gland forme une lame saillante qui paraît s'élever comme une cloison dans le cloaque (fig. 29, pl. VII, une coupe optique).

Le flagellum existe d'une façon trop constante chez divers Gastéropodes pour n'avoir pas un rôle important. Ne pouvant verser les produits de sa sécrétion que tout près du point où la verge proprement dite est réduite au gland, il est naturel de supposer que sa fonction se rattache à l'acte de la copulation. Nous allons chercher à connaître son rôle si diversement interprété.

XI

DE L'ACCOUPLEMENT.

(Pl. III.)

Moquin-Tandon a indiqué exactement la position que prennent les deux individus en s'accouplant. Voici ce qu'il est facile de constater :

Celui qui joue le rôle de mâle se campe sur le dos de celui qui remplit les fonctions de femelle.

Le premier incline sa coquille vers le côté gauche, le second la relève un peu du même côté. Les deux têtes étant dirigées en avant ou en haut suivant la position qu'on considère. Cette observation est facile à faire.

Le mâle rend saillante d'abord la pointe de la toupie péniale, peu à peu le cône tout entier sort de l'orifice percé dans les téguments en arrière de l'œil, et bientôt, en s'aplatissant un peu pour pouvoir pénétrer entre le pied et la coquille de l'individu jouant le rôle de femelle, arrive à la papille sous-branchiale ; c'est le deuxième prépuce qui fait ainsi saillie au dehors (pl. III, fig. 5).

Alors que se passe-t-il ?

Pour répondre à cette question, on ne peut évidemment faire que des suppositions, mais on verra qu'en les discutant elles deviennent légitimes.

Les orifices sont si contractiles et à la fois si dilatables chez les Mollusques, que, sans rien voir, on ne peut que supposer la pénétration au moins du sommet du cône dans l'intérieur de la papille femelle. Il faut remarquer qu'après un temps assez long de l'union des deux individus, la disposition que montre la figure 5 de la planche III n'a pas changé.

Il semble donc que la toupie représentant le phallus ne s'est évaginée que pour apporter au-dessous de la coquille et jusqu'à la rencontre de la papille vaginale le sommet du gland. Celui-ci, pointu comme une alène à laquelle il ressemble, a dû pénétrer dans l'orifice vulvaire élevé en forme de papille, et l'évagination de la pointe aiguë du sommet du pénis ainsi que sa pénétration ont pu être favorisées par le liquide du flagellum versé tout juste à la base du gland.

Les Ancyles s'accouplent fréquemment quand on les conserve dans des vases, et comme ils remontent souvent et se tiennent au bord de l'eau, on peut facilement suivre leurs évolutions et leurs ébats amoureux sous la loupe pourvu que les parois des vases soient transparentes.

Il semble rationnel de supposer que le gland étant déjà par lui-

même assez long et le col de la poche copulatrice inséré assez près de l'orifice vaginal, le sommet de l'organe vraiment actif, à l'extrémité duquel s'ouvre le canal éjaculateur, puisse verser les spermatozoïdes dans la poche ou dans le canal vecteur des produits femelles (fig. 30, pl. V).

Moquin-Tandon pense que la papille vaginale, c'est-à-dire l'orifice pédonculé de la femelle, peut s'élever et pénétrer dans le sommet du cône saillant représentant le pénis. Dans ce cas, ce serait la partie femelle qui pénétrerait dans l'extrémité de la verge. Il est impossible *de visu* de confirmer le fait, et par conséquent de l'affirmer comme de l'infirmer. Mais Moquin-Tandon avait très probablement pris le prépuce pour la verge et ainsi renversé les rôles.

Où se fait la fécondation ? A cette question il est encore assez difficile de répondre ; aussi faut-il revenir au rapprochement des sexes.

L'accouplement, que les animaux soient au bord de l'eau ou profondément situés sous elle, s'accomplit toujours sous le liquide. Je ne l'ai jamais vu se produire au-dessus du niveau, par conséquent, dans l'air.

L'animal remplissant le rôle de mâle ne réussit pas toujours rapidement à s'accoupler avec celui qui lui sert de femelle. On a dit que la copulation était longue, cela n'est pas douteux ; mais comme l'Ancyle est lent dans ses mouvements, son accouplement a pu, par cela même, paraître plus lent encore.

Pendant plus d'une demi-heure, j'ai vu, sous la loupe, un mâle, beaucoup plus petit que la femelle qu'il couvrait, chercher la région de l'orifice vaginal. Il avait son organe copulateur évaginé, aplati et introduit entre la lamelle du manteau et la sole du pied de la femelle, et l'on voyait, par les déplacements de l'organe, très lents mais appréciables, que l'orifice femelle était recherché et non trouvé. Le mâle était campé trop en arrière et son pénis, fouillant les parois postérieures du corps entre l'extrémité du pied et le manteau, ne trouvait pas l'orifice désiré.

Très probablement le temps employé à la recherche de l'orifice

femelle par le pénis toujours en érection et se déplaçant très lentement a dû bien des fois faire attribuer une plus grande longueur de temps à la copulation.

Dans l'un des cas, attentivement observé et suivi, l'organe copulateur était allongé et très aplati et comme l'individu n'était pas de très forte taille, on voyait, au travers de l'organe, une traînée blanche unique, qui certainement correspondait au gland ou au canal déférent ou éjaculateur rempli probablement par la sécrétion spermatique.

XII

DE LA PONTE ET DE LA FÉCONDATION.

La ponte de l'Ancyle est bien connue ; elle a servi à Stepanoff, à Moquin-Tandon, à Robin, à Hermann Fol, à d'autres observateurs pour se rendre compte de quelques faits d'embryogénie. Il suffit de rappeler que (ainsi que le montre la figure A de la planche III) l'œuf vrai, ovarien descendu de la glande hermaphrodite, séparé des spermatozoïdes dans le crible ou carrefour, est baigné dans la cavité de cet organe par le liquide sécrété par la première glande annexe qui s'ouvre également dans le carrefour (fig. 26 et 27, pl. IV); qu'il descend dans l'oviducte, et, que là, il doit être entouré d'abord par la mucosité de la deuxième glande annexe, et ensuite par une humeur qui, au contact de l'eau ou de l'air, durcit, et, quoique mince et flexible, prend la consistance de la corne.

Il faut le répéter encore, ce ne sont là que des suppositions. On ne peut avancer, en ce moment, autre chose pour soutenir des opinions que nulle expérience ne confirme, mais que la logique permet d'admettre.

On peut croire que l'œuf s'entoure d'abord, dans le crible ou dans la première partie de l'oviducte, d'une couche du liquide jaunâtre albumineux de la première glande annexe ; qu'ensuite, dans l'oviducte, c'est-à-dire dans ce gros canal étendu du crible à la partie fort rétrécie qui précède le point où s'ouvre le pédoncule de la

poche copulatrice et qui, vers son milieu, reçoit les produits de la deuxième glande annexe, la vraie glande à mucosité, il trouve une matière visqueuse qui le recouvre, lui, ainsi que la couche de la substance albumineuse fournie par la première glande annexe. Que cette matière, formant une couche protectrice mais encore perméable, descend facilement par suite de la présence de la mucosité fournie par la deuxième glande annexe, et qu'enfin, en passant au devant de l'orifice de la poche copulatrice, la fécondation a lieu par la sortie des filaments spermatiques qu'y a déposés le mâle. Ce serait dans cette supposition, bien près de la sortie, qu'aurait lieu la pénétration du spermatozoïde.

Dans toutes ces suppositions, que les dispositions anatomiques permettent, il faut admettre que les couches diverses de mucosité ou d'autres matières restent perméables au spermatozoïde. Sans cette condition, il faudrait croire que le spermatozoïde remonte dans l'oviducte et féconde l'œuf avant qu'il ne se soit entouré des différentes couches qu'en tourbillonnant dans l'oviducte, il a enroulées autour de lui.

Ne peut-on pas se demander enfin si la rencontre du spermatozoïde et de l'œuf ne se fait pas dans l'oviducte au-dessus de l'ouverture du pédoncule de la poche copulatrice et indépendamment des produits introduits dans celle-ci ?

Cette supposition n'a vraiment rien d'irrationnel et d'impossible.

Mais il reste toujours cette pensée que fait naître la présence de ce qui a paru être des têtes de spermatozoïdes dans la poche copulatrice. N'est-ce pas au devant de l'orifice de cette poche qu'a lieu l'imprégnation ?

Jusqu'à plus ample informé, on peut donc admettre que la première glande annexe fournit un liquide albumineux, qui, de même que dans l'œuf de la poule, représente pour l'embryon un aliment comme le blanc pour l'oiseau, que, dans l'oviducte, tout comme encore chez l'oiseau, est sécrété l'élément de la coque resté ici perméable, et qu'enfin la mucosité de la deuxième glande annexe sert à

faciliter les glissements, les mouvements des trois, quatre ou cinq coques que formeront le plus ordinairement chaque ponte.

La sortie de chacune des coques se fait successivement. Le Mollusque, en décrivant presque une circonférence, dépose en tournant chacune de ses coques ne renfermant qu'un seuf œuf. La matière visqueuse plastique qui entoure l'œuf enrobé et inclus comme il vient d'être dit, en arrivant au contact du corps solide et sous l'eau ou dans une couche d'air saturé d'humidité (ce qui est même rare), l'eau remontant sur les bords du vase par capillarité, se fige et se coagule, et la ponte présente, dans à peu près trois quarts de cercle, les trois coques ne renfermant chacune qu'un œuf.

M. Moquin-Tandon donne, de ces pontes, des figures qui ne sont pas en tout point exactes. Il ne représente pas chaque coque entourée d'une limite particulière.

Au moment où je revois ce manuscrit, je fais de nouveau quelques observations sur la ponte.

Les Ancyles mis en observation ont été recueillis à Cadaques, en Espagne, et dans les sources de la Baillorie, montagne des Abeilles, partie des Albères françaises (Pyrénées-Orientales).

J'ai une ponte où il y a huit œufs, soit huit coques; car il n'y a jamais plus d'un œuf dans chaque coque.

En ce qui touche la fonction de la verge et du flagellum, Moquin-Tandon, qui est l'auteur ayant le plus étudié l'Ancyle, a, il faut le craindre, émis une opinion qui n'est pas exacte.

Il n'a évidemment pas reconnu cette partie de l'organe mâle, aigu et caché dans un fourreau spécial à côté de l'orifice du flagellum. Le passage de l'ouvrage du savant professeur de Toulouse est à citer; il se rapporte à la fois à la fécondation, l'accouplement et la ponte :

« En comparant le volume de l'organe mâle avec l'exiguïté de l'orifice femelle, on a peine à comprendre comment la copulation peut avoir lieu... La verge ne pénètre pas dans la cavité sexuelle, elle reçoit, au contraire, dans sa petite échancrure terminale l'ex-

trémité du mamelon vaginal. Alors un corps très délié, produit par l'appendice flagelliforme, sort de l'organe mâle et s'introduit dans le vagin, dans le canal de la vésicule copulatrice et dans cette vessie ; il conduit et dépose au sein de cette dernière l'humeur séminale dont il est chargé...

« La première fois que j'observai l'union sexuelle de l'Ancyle fluviatile, je fus surpris de la position de la verge qui reste extérieure pendant l'acte... Je crus d'abord que le flagellum se retournait comme un doigt de gant... et remplissait les fonctions d'une véritable verge... Je reconnus bientôt que ce flagellum ne sort pas du corps de l'animal, qu'il n'agit pas comme pénis. Son rôle est de sécréter... le corps filiforme... et de pousser cette espèce de spermatophore à travers la verge, dans le vagin et dans la poche copulatrice. » (T. Ier, p. 220 et 221.)

Il est bien évident que si l'on oppose cette description à celle des figures 29, 30, 31, pl. VII, du présent travail, on ne peut se refuser d'admettre que le gland, tel qu'il a été décrit et figuré précédemment, n'a pas été connu de Moquin-Tandon, et que le volume et la position constante du corps de la verge pendant le coït ont conduit ce savant malacologiste à prendre l'extrémité aléniforme ou l'extrémité balanienne de l'organe copulateur pour tout autre chose que ce que l'on reconnaît qu'il est véritablement, quand on en étudie et pousse plus loin l'anatomie à l'aide des préparations histologiques.

L'expression employée par Moquin-Tandon à propos du flagellum, comme la figure 31 de sa planche XXX, montre le doute qui devait exister dans son esprit relativement aux fonctions du flagellum et de la verge. « Son rôle, je le répète, est de sécréter, de façonner le corps filiforme (le *capreolus*), et de *pousser cette espèce de spermatophore à travers la verge*, dans le vagin et dans la vessie copulatrice. »

J'ai souligné les expressions qui semblent prêter au doute. Qu'est-ce, en effet, qu'un *organe qui pousse le capreolus à travers la verge?*

Que le lecteur veuille bien opposer la figure de l'ouvrage de Mo-

quin-Tandon à celle qui se voit dans la planche VII du présent travail sous les numéros 27 et 28. L'orifice du flagellum est absolument distinct et éloigné du sommet aigu de la verge où, incontestablement, s'ouvre le canal déférent éjaculateur. C'est seulement par ce sommet aigu que peuvent sortir les spermatozoïdes. L'éjaculation aurait donc lieu dans la cavité du cloaque prépucial, et les spermatozoïdes réunis par le liquide fourni par le flagellum en un paquet filiforme qu'on nomme *capreolus*, seraient poussés par le pénis aléniforme dans la cavité vaginale ?

Cette explication serait encore préférable à celle que donne Moquin-Tandon, mais encore faudrait-il de nouvelles études sur ce corps nommé *capreolus* chez les Mollusques, dont la formation et les fonctions sont si vaguement indiquées.

La figure 31 de la planche XXXV de l'ouvrage de Moquin-Tandon est d'une insuffisance absolue, et l'on y reconnaît cependant une dilatation de la base du gland et la présence de l'extrémité du flagellum, mais, quant aux rapports des orifices des deux parties, tout est dans l'obscurité.

Qu'on étudie la figure 28 de la planche V du présent travail, les rapports des extrémités du flagellum (F) et du gland (*g*) ne laisseront aucun doute, sur ce fait que, lorsque le gland (*g*) s'évagine pendant l'érection, il doit laisser bien au-dessous de lui l'orifice du flagellum F ; et que, par sa gracilité, il doit pouvoir pénétrer dans la papille vaginale femelle en laissant derrière lui l'extrémité terminale externe du flagellum.

On se trouve donc en face de ces deux alternatives : ou l'éjaculation a lieu dans le cloaque flagello-balanien (qu'on excuse ce mot) et est suivie par l'agglomération des spermatozoïdes en un *capreolus* que le gland, en pénétrant dans le vagin, pousse devant lui ; ou bien le liquide flagellaire facilite simplement la copulation comme les glandes de Cowper dans les animaux supérieurs, et alors l'éjaculation a lieu pendant le coït dans le vagin, ou peut-être dans la vésicule copulatrice, si le nom indique la fonction.

Quelques observations nouvelles seraient à faire dans la saison prochaine des amours des Pulmonés, pour résoudre la question et décider plus nettement quelle opinion doit être admise.

En résumé, la question du rôle de la vésicule copulatrice est loin d'être résolue, de même que la fonction du flagellum n'est pas complètement connue.

Il doit exister des différences très grandes dans le rôle de la première, si l'on en juge d'après ses formes, sa grandeur et surtout la longueur de son pédicule, et le voisinage ou l'éloignement de son ouverture de l'orifice copulateur femelle. Tous les auteurs répètent que cette poche, renfermant le dépôt des spermatozoïdes, doit fournir l'élément mâle nécessaire à la fécondation.

En m'occupant du présent travail, je jette un coup d'œil sur l'histoire de la Testacelle; j'y retrouve l'expression du même doute, et j'y vois que l'œuf entouré d'une coquille calcaire, évidemment impénétrable pour le spermatozoïde, est déjà revêtu de sa carapace bien au-dessus de l'orifice de l'ouverture de la poche copulatrice.

Il faut certainement que la fécondation, c'est-à-dire la pénétration du spermatozoïde, s'accomplisse bien avant la formation du revêtement calcaire.

De même, je ne vois pas dans les dessins publiés par les malacologistes les relations exactes des orifices du flagellum et de la verge proprement dite, spécifions davantage, du gland et du méat par lequel s'ouvre le canal éjaculateur au sommet du gland.

L'exemple de l'Ancyle permet de voir combien il est utile d'arriver à la connaissance exacte de ces rapports, en considérant surtout que l'on regarde en général le flagellum comme producteur d'une sorte de spermatophore ou de *capreolus*.

Ainsi, chez la Testacelle, le flagellum est relativement très court; il est loin d'offrir les caractères de celui de l'Ancyle, et la verge semble unie à lui d'une façon fort intime, ce qui, pour élucider la question relative à la fécondation, offre un intérêt tout particulier.

Il est encore une question qui a été soulevée, surtout par Gratiolet et d'autres auteurs déjà anciens.

Il en a été dit un mot en commençant.

Pourquoi le spermatozoïde né et produit à côté de l'œuf, dans le même cul-de-sac, ne féconde-t-il pas l'ovule avec lequel il chemine dans le canal ovarotesticulaire? Il est de fait que cette question embarrasse, et que la réponse n'a pu être donnée qu'en la basant sur des hypothèses.

L'une d'elles est celle-ci : le spermatozoïde sorti de la glande hermaphrodite, n'étant pas arrivé à maturité, n'est pas apte à déterminer la fécondation. Il a besoin de passer quelque temps dans la vésicule copulatrice de l'individu femelle, pour y terminer son évolution et y acquérir ses propriétés fécondatrices.

C'est une raison donnée, c'est une explication ; mais où est la preuve ?

En fait, le spermatozoïde, quand on le trouve dans la poche copulatrice, doit être un peu différent de celui qu'on trouve dans les culs-de-sac du conduit ovospermiducte. Dans la vésicule copulatrice de l'Ancyle dont il ne peut qu'être ici question, ce sont surtout d'innombrables têtes que l'action de l'acide acétique a semblé y révéler ; dans tous les cas, la queue n'y existait pas, et certainement en voyant les spermatozoïdes que l'on trouve dans le canal de la glande hermaphrodite, surtout dans les culs-de-sac que l'on peut appeler, si on le veut, *vésicules séminales*, un observateur, quel qu'il soit, les prendrait pour des spermatozoïdes normaux.

Quelle différence y a-t-il donc, biologiquement parlant, entre un spermatozoïde sorti d'un acinus de l'individu jouant le rôle de mâle et celui d'un individu jouant le rôle de femelle ? On est fort embarrassé pour le dire, en ne tenant compte que de la forme, et il me semblerait fort difficile, deux préparations étant faites avec les spermatozoïdes des deux individus jouant pour le moment des rôles différents, de reconnaître celle qui correspond au fécondateur et celle qui se rapporte au fécondé.

Chez l'Ancyle, le fait n'est pas douteux. L'œuf a besoin, pour être fécondé, d'être pénétré par un spermatozoïde produit par un autre individu que par celui qui pond l'œuf. Le fait biologique est incontestable ; le caractère physique ne permet pas, du moins en ce qui résulte des observations faites jusqu'ici, de reconnaître en quoi il consiste ; peut-être de nouvelles observations conduiront-elles à découvrir le rôle différent et la caractéristique des conditions non douteuses qui viennent d'être rappelées.

Pour le moment, le fait n'est pas contestable ; son explication reste à trouver.

Certainement, on peut invoquer les retards, l'inégalité de la maturité des spermatozoïdes et de l'œuf des deux individus ; si cela peut s'expliquer pour certaines espèces, il paraît difficile de penser qu'il en est ainsi pour l'Ancyle, car on est loin de trouver, dans les deux individus s'accouplant, des différences entre les deux ordres d'éléments sexuels pouvant légitimer cette manière de voir.

Reste un fait à signaler ; il m'a frappé dans l'anatomie d'un individu ayant rempli le rôle de mâle. Son flagellum était, dans sa partie glandulaire sécrétante, bien plus développé que dans l'individu faisant fonction de femelle ; et la figure de la planche V représentant le flagellum appendu à l'organe copulateur n'est pas développée comme l'était le flagellum du mâle surpris en copulation, d'où, bien évidemment, il était naturel de conclure que, pendant le rapprochement des sexes, cette glande simple jouait un rôle non douteux et probablement important.

Il est encore nécessaire de revenir sur le fait de l'existence du *capreolus*.

De nouveau, j'ai cherché à trouver le *capreolus* tel que l'a décrit Moquin-Tandon.

Il n'est pas facile de réussir à tout coup lorsque l'on constate ce qui s'accomplit lors de la copulation.

Ayant placé dans des cuvettes et des vases de verre de nombreux Ancyles, ces vases étant à hauteur de l'œil afin d'observer facilement, il m'a été possible de suivre les évolutions de l'individu jouant le rôle de mâle.

L'érection s'accomplit lentement comme il a été dit; la partie que j'ai appelée le *deuxième prépuce*, le vrai, fait peu à peu saillie et se glisse sous la lamelle branchiale. Suivant que l'animal s'est plus ou moins bien campé sur le dos de l'individu femelle, son deuxième prépuce est aussi plus ou moins allongé.

Lorsque le mâle ne s'est pas suffisamment rapproché du point où se trouve l'orifice femelle, l'allongement nécessaire pour arriver à la papille femelle étant plus grand, la transparence de l'organe est aussi plus grande, car en s'étirant son épaisseur diminue; on voit alors très bien, sous le sillon médian dorsal de son deuxième prépuce pris à tort pour une verge, une traînée blanche opaque qui correspond au gland et au canal éjaculateur qui le traverse.

Lorsque l'orifice préputial a ressenti, par la sensibilité spéciale dont il doit jouir, le contact de la papille vaginale, le gland sort de son fourreau et pénètre dans le vagin.

Voici comment l'on peut s'y prendre pour avoir des pièces démonstratives.

Ayant un petit vase rempli de solution de sublimé saturé et acétique, on l'approche du bord du vase où se trouvent les animaux et on le tient en face des Ancyles accouplés; alors, avec le doigt, appuyant sur le dos des animaux accouplés, on peut les faire glisser facilement sur les parois des cuvettes ou du bocal, et, en agissant rapidement, les précipiter dans le petit vase rempli de solution mercurielle; la mort arrive très vite.

Par cet acte rapide, presque toujours le deuxième prépuce reste tel qu'on l'avait vu pendant l'observation des animaux accouplés; cette partie ne devant pouvoir se contracter que lentement, ou bien la pression qu'on exerce sur le dos des animaux quand on les retire de l'eau suffit-elle à s'opposer à la rentrée de l'organe copulateur?

Le gland est-il plus rapidement retiré en dedans de son deuxième prépuce, ou bien ne s'allonge-t-il beaucoup qu'après un long temps de rapprochement sexuel ? Je ne saurais le dire ; toujours est-il qu'il est rarement possible d'obtenir la saillie complète du gland chez tous les individus tués en plein coït.

J'ai bien eu des exemples dont le sommet aigu de l'alène représentant le gland était assez saillant hors de son fourreau ; mais j'ai eu moins d'individus n'ayant pas rappelé en dedans leur gland que d'exemples ayant pu le faire. Néanmoins j'ai eu de très bonnes préparations et j'ai pu ne pas pousser plus loin l'expérience.

Quand la préparation est bien réussie, elle montre à l'œil nu et sous la loupe comme un fil blanc délié sortant au delà du deuxième prépuce d'une longueur presque égale à tout l'appareil. Il ne me paraît pas douteux que ce doive être ce filament, qui n'est autre que le gland étiré et fort allongé, qui a dû être pris pour un *capreolus* par Moquin-Tandon ; on a vu qu'il n'a pas décrit la véritable verge filiforme.

A l'examen microscopique, sous un grossissement de 500 diamètres, la structure cellulaire particulière du gland ne fait aucun doute telle qu'elle a été décrite plus haut.

D'ailleurs, un paquet de spermatozoïdes, sous un grossissement semblable, est toujours facile à reconnaître.

Il semble donc bien difficile, avec la manœuvre qui vient d'être indiquée, que, dans aucun des cas, il ne m'eût été possible de voir ce que Moquin-Tandon compare à un spermatophore, le même objectif servant à reconnaître avec la dernière évidence et facilité les spermatozoïdes dans la glande hermaphrodite ou le canal ovospermiducte et n'en montrant pas dans la cavité péniale.

Ces sortes de machines servant à transporter des paquets de spermatozoïdes étant plus volumineuses qu'un seul filament, il serait vraiment étonnant qu'elles eussent pu échapper à l'observation faite avec des instruments à grossissements convenables, alors que le malacologiste toulousain n'indique ni l'existence du gland et naturel-

lement ni sa structure, et qu'il écrit cette phrase tout au moins étrange que le flagellum, après avoir travaillé à la fabrication du *capreolus*, le pousse au travers de la verge.

Peut-être y a-t-il à rechercher encore ce que sont la forme et le mode de production du *capreolus*, car dans l'Ancyle, où il était signalé, je ne l'ai pas vu.

En résumant les observations relatives à l'accouplement, on doit remarquer : 1° que du côté de la femelle, la lamelle auriculaire branchiale est plus gonflée que chez le mâle et même qu'à l'état de repos; que, dans la vésicule dite *copulatrice*, les spermatozoïdes, rien qu'à l'état seulement de tête, n'ont pas été retrouvés sur plusieurs femelles ayant copulé ou prises en copulation; que les glandes annexes ne semblaient pas plus gonflées que chez l'individu ayant rempli le rôle de mâle, qu'enfin la papille vaginale n'a jamais été trouvée plus saillante, même chez les animaux tués très rapidement;

2° Que du côté du mâle, le second prépuce aplati se courbe et s'introduit entre les lames palléales et pédieuses en soulevant la lamelle auriculaire ; que jamais il n'a été rencontré de *capreolus* tel que l'a décrit Moquin-Tandon; que la verge ou le gland pénial très grêle, très effilé et pointu fait longuement saillie comme un fil blanc au delà de l'orifice du deuxième prépuce; qu'il y a, pendant le coït, évagination du gland jusqu'à sa base renflée; que l'orifice du flagellum vient lui-même faire une légère saillie au bord de cet orifice préputial, et qu'alors le petit cloaque indiqué dans la figure 30, pl. VII, a complètement disparu; que jamais il n'a été rencontré long et très saillant; qu'il n'a été observé que semblable à un tout petit tubercule qui ne doit certainement pas pénétrer dans l'orifice femelle; que le flagellum de l'individu jouant le rôle du mâle a toujours paru plus volumineux et par suite plus développé et gonflé que chez la femelle.

De tous ces faits, on peut arriver à conclure, mais non *de visu*, seulement par supposition, que la fécondation doit se passer dans l'oviducte, du moins chez les individus observés en copulation

et dont la vésicule copulatrice ne renfermait pas de spermatozoïdes.

On le voit, l'observation a été poussée assez loin pour permettre de croire que le gland filiforme du pénis a été pris pour le *capreolus*. D'où la nécessité de revoir, chez les Gastéropodes, ce qu'il faut entendre par *capreolus*, du moins si l'on tient compte des observations présentées ici.

XIII

REMARQUES SECONDAIRES SUR LA RESPIRATION, LA VITALITÉ DES ANIMAUX ET LA NOMENCLATURE DES PARTIES.

Les malacologistes se sont beaucoup occupés de la question de savoir par quel organe et comment respirait l'Ancyle.

Moquin-Tandon lui trouvait un poumon, une poche respiratoire au-dessus du cœur. Je n'ai jamais pu voir, dans la dépression entre le corps et le manteau, dans le point signalé par Moquin-Tandon, un organe respirateur spécialisé.

M. André[1], qui a publié un travail sur l'anatomie de l'Ancyle, déclare de même n'avoir jamais pu reconnaître le poumon indiqué par l'auteur toulousain. Il a essayé de tous les moyens, anatomie fine, procédé des coupes en série, rien ne lui a démontré l'existence d'un poumon, et c'est la vérité.

Or, il est facile de constater, quand on laisse des Ancyles dans un bocal plein d'eau, que la plupart d'entre eux s'élèvent au niveau de l'eau, et que celle-ci, par capillarité, baigne le bord de la coquille de la tête et que la partie postérieure ou inférieure est plongée dans la couche superficielle.

Il arrive aussi très fréquemment que quelques-uns des animaux montent assez au-dessus du niveau pour être complètement en dehors de la zone d'humidité. Si bien que peu à peu ils se dessèchent et meurent. En s'élevant ainsi et sortant du liquide, ils fuyaient,

[1] Émile André, *Revue suisse de zoologie*, 1893, t. I, p. 438, *Histoire de l'Ancyle fluviatile*. « Nous pouvons affirmer hautement que l'Ancyle n'a pas de poumon. »

sans aucun doute, au moins une condition défavorable à leur existence, condition qu'il est assez difficile d'apprécier, mais qu'on peut rapporter à l'insuffisance de l'aération de l'eau.

Il est encore certain que bon nombre d'individus séjournent au fond du vase, et, dans ce cas, il n'est pas possible de ne pas reconnaître que, dans cette position, la respiration est entièrement aquatique.

On vient de voir que l'acccouplement se passe sous l'eau.

Toujours les coques des pontes sont également au-dessous du niveau et quelquefois profondément sur le fond des vases où l'on ne peut guère conserver des Ancyles sans avoir des pontes. Or, les jeunes sortent des coques où ils se sont développés dans un état d'organisation fort avancé. Le manteau, la lamelle auriculaire, le système nerveux, le tube digestif, la radula surtout, rien ne leur manque. J'ai des dessins de ces jeunes Ancyles, qui, vus et dessinés à un grossissement suffisant, rappellent absolument un adulte. Dans le cas où les coques d'où sortent ces jeunes Ancyles sont profondément déposées, il est bien évident que la respiration des embryons a été absolument aquatique; tout comme lorsque les animaux séjournent au fond des vases.

Quand on recherche l'Ancyle dans les ruisseaux des montagnes, comme à Cadaques, dans les Albères, j'en ai trouvé à Amélie-les-Bains, dans le Gorg-Blau des îles Baléares, dans les ruisselets des environs de Néris ; sur les bords de la Dordogne, aux Eyzies, à George-d'Enfer ; on en a aussi beaucoup trouvé pour moi à Vic-sur-Cère, à Las-Fons. C'est toujours sous ou sur les pierres qui reçoivent l'eau qui tombe en cascade d'une source ou coule en nappe peu épaisse assez tourmentée par la rencontre des cailloux qu'on rencontre l'Ancyle fluviatile.

La respiration est largement cutanée. Cela est certain.

Si elle n'a pas d'organe absolument spécialisé, il n'en est pas moins vrai que la lamelle auriculaire présente les meilleures conditions pour l'endosmose des gaz. Suspendue dans le liquide, elle est mince, et l'épaisseur de ses parois séparant le milieu ambiant du milieu

interne n'est pas grande. D'ailleurs, la base de cette lamelle est très voisine du cœur; d'où il suit bien évidemment que la lamelle doit jouer un rôle important dans l'hématose, sans en être le seul et exclusif organe.

Mais voici une expérience qui s'est produite seule et a duré plusieurs mois ; elle a trait aussi bien à la respiration qu'à la *vitalité* de l'Ancyle.

Elle prouve d'abord que, dans la même eau tranquille, l'Ancyle peut vivre longtemps. Ensuite, qu'il ne vient pas toujours à la surface de l'eau, et que sa respiration peut s'accomplir sous une colonne d'eau d'un décimètre de hauteur.

On m'avait apporté, vers la fin du mois d'août 1898, des Ancyles bien vivants pêchés dans la rivière la Cère, du Cantal.

Beaucoup moururent quand je les eus, après leur voyage, placés dans des vases avec de l'eau de source du Périgord très chargée de calcaire. La Cère coule dans un lit de terrains anciens.

Quelques-uns vinrent se placer au niveau de l'eau du vase. D'autres restèrent fixés au fond du bocal à environ au-dessous de 8 à 10 centimètres d'eau.

En octobre 1898, je dus rentrer à Paris : je laissai sur ma table de travail le vase ne contenant plus que sept ou huit individus tous fixés dans le fond du bocal sur la paroi verticale. Quand je revins au commencement de mars 1899, je trouvai tous mes Ancyles au fond du bocal, renversés ; les coquilles étaient vides, sauf une qui restait fixée dans la situation où je l'avais laissée. Je crus, à cette époque, que l'animal était mort, et que sa coquille restait fixée par les mucosités et les détritus dus à la décomposition. Je m'absentai de nouveau et n'examinai le bocal que par acquit de conscience, au commencement de mai, en revenant du laboratoire Arago.

Avant de vider le bocal, je regardai attentivement avec une forte loupe l'Ancyle fixé que je croyais mort. On voyait un petit amas de tissus blanc transparent au fond de la coquille.

Deux points noirs peu distincts, mais qui occupaient la place des yeux, ayant appelé mon attention, je changeai l'eau qui était restée la même, du commencement d'octobre 1898 au 10 mai 1899, et je remplis le bocal d'eau fraîche de source.

On sait que les Ancyles ne sont pas très vifs, leur locomotion est lente. Marquant d'un point noir à l'encre la place de mon animal, je ne fus pas peu étonné de voir que la coquille avait dépassé un tout petit peu la tache.

Après deux heures, il était au-dessus de l'encre, et il n'y avait pas de doute possible, il s'était déplacé, il était donc vivant. L'eau de source l'avait tiré de sa longue léthargie. A la fin de la journée, il avait gagné presque le bord de l'eau.

Pendant son trajet, j'avais pu l'examiner plusieurs fois. Son corps était blanc, ses tissus, réduits dans leur volume, avaient une transparence extrême. Toute la couche de cellules, habituellement remplies de granulations pigmentaires noirâtres, était débarrassée de sa matière colorante.

L'animal, devenu transparent, avait singulièrement maigri, et l'on voyait seulement, entre les deux points noirs qui étaient bien ses yeux, le bulbe lingual rougeâtre très évident, et vers le milieu de la journée, la radula avait commencé ses mouvements ; l'animal cherchait incontestablement à râper les parois du bocal pour y trouver de la nourriture.

Les tentacules, quoique fort transparents, étaient reconnaissables ; quant aux autres organes, rien ne les différenciait dans la masse organique translucide placée au sommet de la coquille.

Voilà donc un Ancyle ayant vécu sept mois et demi dans la même eau. Le vase avait été rempli à mon départ pour Paris et recouvert d'un disque de verre bleu.

Tout porte à croire qu'il avait gardé la même position pendant ce long temps ; dans tous les cas, il ne s'était pas déplacé depuis mon arrivée de Paris, ni pendant un mois et demi, durée de mon séjour en mars, avril et mai, au laboratoire Arago.

Il est évident que l'animal a résisté pendant assez longtemps à la privation de nourriture et qu'il a pu respirer sous une couche d'eau dont l'aération et le renouvellement n'avaient pas eu lieu.

Encore un mot sur la nomenclature et sur la netteté de la composition organique du système reproducteur de l'Ancyle.

La glande hermaphrodite est, le plus souvent, très évidente dans les Pulmonés ; mais, ici, elle offre un type des plus favorables pour l'étude de l'hermaphrodisme.

Le canal ovarotesticulaire ne peut laisser de doute sur sa simplicité, et les culs-de-sac latéraux remplis de spermatozoïdes pourraient légitimer le nom de *vésicules séminales*, qu'on est tenté de donner à cette partie.

Quant à l'organe, après lequel œufs et spermatozoïdes voyagent séparés, il paraît si caractérisé que j'ai hasardé le nom de *carrefour* ou *crible*. Il présente les orifices mâles et femelles désormais distincts ; l'ouverture de la glande annexe, fort constante dans la série des Pulmonés androgynes, et qui mérite de conserver le nom de *glande albuminopare*, est toujours la première glande annexe, après la séparation des produits sexuels.

Je n'ai pu employer que le nom général d'*oviducte*, pour le canal qui du carrefour amène les produits femelles jusqu'à l'orifice vulvaire.

Donner le nom de *matrice* à cette première partie du canal vecteur femelle me paraît tout aussi inutile que peu justifié. Employer le nom de *prostate*, pour les parties de cet oviducte devenu plus ou moins glandulaire et devant fournir quelques produits adjuvants de la fonction embryogénique, ne paraît pas non plus légitime.

Pour l'Oiseau, il n'est venu à l'esprit d'aucun ornithologiste ou anatomo-physiologiste de nommer *matrice*, *utérus*, le canal vecteur des œufs qui, cependant, les entoure d'abord du blanc ou albumine, ensuite de la coquille. On le nomme tout simplement *oviducte*.

De même ici l'oviducte sécrète, à n'en pas douter, les éléments

destinés à constituer la coque protectrice de l'œuf et le blanc ou couche albuminoïde destiné à alimenter le jeune, a été sécrété au point d'origine de l'oviducte.

Ici encore, sur le trajet de l'oviducte, s'ouvre invariablement, vers la moitié de sa longueur, la *deuxième glande accessoire*, dite *de la glaire* ou *de la mucosité*, dont le produit est destiné à lubrifier les parois du conduit et à favoriser la sortie des œufs enveloppés d'albumine et de la substance destinée à se coaguler et à former la coque des pontes.

Du côté du mâle, il n'est pas douteux que la *verge* ou *pénis* offre, vers son extrémité, une partie effilée à laquelle le nom de *gland*, bien impropre si l'on ne considère que la forme, doit être conservé cependant en raison de ses fonctions et de sa position.

A côté de la base du prépuce ou membrane enveloppante du gland se trouve l'orifice du flagellum, véritable glande qu'on a considérée comme le moule dans lequel se produit le *capreolus* ou spermatophore.

Il faut remarquer qu'ici du moins il n'existe pas une relation directe, comme semble le croire Moquin-Tandon, entre l'ouverture du canal déférent et celle du flagellum ; lorsque le gland fait saillie, il porte au dehors, pendant son érection, l'ouverture du flagellum qui, alors, se trouve à sa base et ne peut coiffer son sommet, comme sembleraient l'indiquer les opinions qui conduisent à admettre que le *capreolus* se formerait dans le tube du flagellum.

Que le produit de sa sécrétion puisse aider à la formation du spermatophore, cela est bien possible ; mais il serait nécessaire de plus de faits positifs apportés à l'appui de cette opinion. Une démonstration plus probante qu'une affirmation est nécessaire.

Le nom de *canal déférent* peut et doit servir à désigner le conduit exclusivement mâle, tout comme sa dernière partie, dans le centre de la verge, peut recevoir le nom de *canal éjaculateur*.

En remontant plus haut, on trouve bien trois cæcums après la séparation du conduit mâle et du conduit femelle ; mais est-il bien

utile de les nommer *prostate*, sans connaître au juste leurs fonctions?

En terminant, on le voit, la description a justifié l'affirmation contenue en tête de ce travail d'anatomie comparée. Il est modeste et l'on peut affirmer que les organes génitaux de l'Ancyle fournissent un exemple, un type de l'appareil génital hermaphrodite facile à analyser, et ne laissant de doute que sur les points signalés relativement à la fécondation et au lieu où se forment les coques des pontes.

Il n'a pas été fait à dessein de comparaisons morphologiques avec ce qui s'observe chez les différents Mollusques. Le type est isolé et servira certainement à retrouver des relations plus faciles à grouper par les comparaisons ultérieures et la recherche des homologies.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE III.

ANCYLE (ACCOUPLEMENT).

FIG. 1. *Ancylus fluviatilis* vu par le côté gauche. Le manteau a été relevé et l'on voit, sans qu'il soit nécessaire de lettres de renvoi, au-dessous du tentacule, à la base duquel un point noir représente l'œil, à l'extrémité inférieure de la languette qui se prolonge, un mamelon percé d'un orifice ; c'est l'orifice mâle.

Plus bas encore, entre le pied à gauche et le manteau relevé, paraît la lamelle que l'on considère comme étant l'organe de la respiration.

Sur le bord de cette lamelle respiratoire et vers le milieu de son étendue se trouve l'orifice de l'intestin postérieur, l'anus.

2. Le même animal que dans la figure 1, avec cette différence que la lamelle respiratoire a été relevée vers la droite, contre le manteau également relevé. La fin de l'intestin postérieur paraît comme un trait noir sur le milieu de cette lamelle, et, tout près de sa base, l'orifice génital femelle qui recouvrait la lamelle dans la figure 1.

Par l'orifice placé au-dessous du tentacule gauche fait saillie un corps conoïde terminé par un stylet pointu et aigu, entouré à sa base par un repli circulaire formant comme un bourrelet.

L'animal est en état d'érection tel qu'on le voit au moment où il va s'accoupler. C'est donc la verge qui est sortie de son fourreau et qu'on voit dans cette figure.

3. Le repli respiratoire grandi et présentant ce que l'on rencontre quelquefois ou une contracture sur la gauche ou une véritable échancrure qui laisse à nu l'orifice génital femelle, dont la lèvre se prolonge en un petit mamelon saillant.

4. Deux Ancyles accouplés vus par le dos. Celui qui joue le rôle de mâle est penché sur le côté gauche.

5. Le même couple vu par la face antérieure pédieuse. Le corps conoïde, ou le pénis, saillant dans la figure 2, s'est insinué entre la lamelle respiratoire, qu'on distingue au-dessous de lui contre la coquille, et le pied qui s'est contracté et écarté vers le milieu de sa longueur pour faciliter le rapprochement sexuel.

6. Un Ancyle ouvert par le dos, dont tous les organes ont été enlevés avec le manteau. Sauf le bulbe radulaire, la gaîne de la radula et les organes génitaux.

B, bulbe buccal ou radulaire.

R, gaîne et matrice de la radula.

F, flagellum.

P, pénis conique, ressemblant à une toupie quand il est au repos et rentré dans la cavité du corps.

Lorsque les organes sont à côté les uns des autres, il doit pousser à droite le bulbe radulaire.

Le flagellum F plonge dans la base du pénis qui présente l'ouverture d'un infundibulum, à côté du canal déférent (*sd*), dont on peut suivre les traces depuis le point V où est la terminaison du canal femelle, dont il contourne la fin pour sortir de la cavité générale, passer entre les téguments et la partie supérieure du muscle columellaire, enfin pour rentrer dans la cavité, et, en serpentant sur l'organe copulateur mâle, arriver à sa base, dans laquelle il pénètre.

OT, la glande ovaro-testiculaire, de teinte légèrement orangée, qui est franchement mâle et femelle.

ga, première glande annexe, fournissant le liquide albumineux.

gb, deuxième glande annexe ; c'est celle-ci qui produit dans l'eau un amas glaireux; ses éléments se gonflant comme du mucus.

Tous les détails des connexions des diverses parties sont très exactement indiqués dans cette figure. Pour ne pas la surcharger, il n'a pas été ajouté des lettres à chaque organe. Mais lorsqu'on aura bien étudié la figure 7 de la planche IV, on reconnaîtra aisément chacune des parties dans cette figure de la planche III.

PLANCHE IV.

ANCYLE (ORGANES GÉNITAUX).

Fig. 7. Cette figure représente très fidèlement les différentes parties des organes de la reproduction, depuis la glande hermaphrodite (*gt*) jusqu'à l'organe copulateur mâle (V*g*) et à l'orifice vulvaire femelle (V), (*gt*), la glande génitale formée de culs-de-sac piriformes, coniques, dont tous les sommets s'unissent pour donner naissance à un canal unique (*osd*), l'ovospermiducte, qui, en un point assez près de la glande hermaphrodite, présente des cæcums latéraux (*vs*) dont on trouvera l'histoire planche VI, fig. 23.

Ce canal arrive à un corps circulaire un peu aplati C. Voir son histoire planche VI, fig. 27.

De la partie C sortent deux conduits très différents, l'un piriforme (*od*), l'oviducte, qui bientôt arrive dans un autre conduit (*od'*), s'unissant aux canaux (*gc'*), lesquels reçoivent la deuxième glande annexe ou glande à mucosité (*gb*). La première glande annexe (*ga*) s'ouvre dans la pièce (C).

Le conduit oviducte (*ge*) se rétrécit brusquement en *ov* et s'unit au pédoncule de la vésicule copulatrice (*vc*); après cette union arrivant au contact du canal spermiducte ou déférent (*sd''*), qui forme une anse double autour de lui, il s'ouvre à l'orifice femelle (V).

Remarque. — Ce n'est qu'à partir de la pièce (C), appelée dans le texte *crible* ou *carrefour*, que les œufs ont cheminé seuls et séparés des spermatozoïdes à côté desquels ils étaient nés dans la glande hermaphrodite (*gt*).

Si l'on part de la partie (C), on voit à sa gauche trois culs-de-sac (*cd*)

qui sont la première partie du canal mâle ou vrai spermiducte (*sd*), (*sd*), (*sd*), qui vient s'accoler à la base du pénis trochiforme, au sommet duquel se montre, comme un stylet aigu, la verge (V*g*) entourée d'un fourreau ou prépuce (*pr*). Enfin, le flagellum (F) vient aussi pénétrer dans la base du cône du pénis, à côté du canal déférent; mais, en un point (R*t*), le canal du flagellum présente un brusque rétrécissement; c'est en ce point qu'a lieu un changement de nature de ses parois.

Fig. 8. La vésicule copulatrice ouverte. Dans son intérieur, on trouve une sorte de masse solide et bosselée de couleur rougeâtre; en la traitant par l'acide acétique, on y reconnaît de nombreux corpuscules ressemblant à des têtes de spermatozoïdes.

9. Contenu de la vésicule copulatrice traité par l'acide acétique. A gauche, des noyaux de cellules; à droite, dans le bas, des corpuscules nombreux ressemblant à des spermatozoïdes; en haut une partie du magma coloré, ayant perdu ses contours heurtés par suite de l'action de l'acide.

10. Dans la figure 8, on peut remarquer un réseau très délicat de figures polygonales (la figure est vue à un faible grossissement). Cette apparence est due aux cellules formant ou tapissant la paroi de la lamelle mince qui limite la cavité de la vésicule.

Dans la figure 10, l'on voit une coupe optique de la membrane mince portant les noyaux (*n'*) des cellules formant la membrane enveloppante, et, au-dessus, on trouve des cellules volumineuses tapissant la cavité. Nous verrons même chose pour les glandes annexes. Ces cellules, traitées par les liquides fixateurs, n'ont plus cette apparence.

On voit leur partie interne bombée faisant saillie dans la cavité et présentant un noyau assez volumineux, dont les parois très minces ne sont pas accusées, mais dont le nucléole est constamment visible.

Cette figure a été prise sur une parcelle de la vésicule vue à un assez fort grossissement; mais sans aucun traitement par les réactifs et l'animal étant bien vivant. 500 d.

11. Vue, au même grossissement que pour la figure 10, de la même partie, mais le foyer du microscope est dans de telles conditions que les noyaux et les cellules de la membrane limitante ne sont pas vus, on les devine à l'éclaircissement du centre, le but de la figure étant de montrer la forme polyédrique des grosses cellules intérieures que l'on voit de profil dans la figure 10.

PLANCHE V.

ANCYLE (ŒUF ET SPERMATOZOÏDE).

Fig. 12. La glande hermaphrodite légèrement comprimée, vue dans son ensemble à un faible grossissement; on y distingue les cavités centrales des acini venant toutes se réunir en un cloaque (*co*) qui se continue avec le canal ovospermatique (*ovsp*).

On y peut reconnaître que les parois des fonds des acini ou culs-de-sac sont beaucoup plus épaisses que vers leurs parties voisines du canal vecteur.

FIG. 13. Deux culs-de-sac ou acini de la glande hermaphrodite; le cul-de-sac de gauche est vu par l'extérieur; le foyer du microscope est disposé de telle façon que l'on voit le réseau des cellules formant la couche ou l'enveloppe externe.

A remarquer en passant les concrétions calcaires plus ou moins sphéroïdales (*cl*) réfractant vivement la lumière et paraissant par cela même très claires au centre, très obscures au pourtour.

La présence de ces concrétions n'est pas spéciale à la glande génitale hermaphrodite; on la retrouve un peu partout, dans le manteau et dans la surface de presque tous les organes.

Le cul-de-sac à droite montre dans sa cavité un paquet de spermatozoïdes rapprochés par leur tête; sur les parois, en (*eg*), l'épithélium germinatif; en (*œ*), deux œufs déjà bien développés; en (*g*), les amas des granulations colorées qui donnent à l'organe la teinte légère orangée. Dans l'épithélium germinatif, on reconnaît de grandes cellules que l'on verra isolées dans la figure 17 remplie de spermatides (*sp*). On voit encore, dans l'épaisseur de la couche cellulaire, des œufs peu développés, mais bien caractérisés.

14. Un fragment du *cul-de-sac* dans la paroi duquel on trouve le noyau (*n*), vu de profil, des cellules formant l'enveloppe. (*œ*) un ovule peu avancé dans son développement; le vitellus n'est pas encore déposé; en (*œ'*), un œuf dont l'enveloppe vitelline, encore fixée à la membrane limitant le cul-de-sac, est rompue dans le point opposé, le vitellus granuleux s'échappe et la vésicule germinative avec ses deux nucléoles est bien évidente, l'un transparent, l'autre granuleux.

15. Un œuf qui est à peu près mûr. Son enveloppe vitelline n'est point douteuse et son contenu pâteux fait hernie en haut.

16. Un œuf parfaitement reconnaissable ainsi que son enveloppe d'origine cellulaire encore fixée à la membrane limite de l'acini.

17. Le contenu d'un cul-de-sac formé par des spermatozoïdes empâtés en (*m*) dans une matière pâteuse qui tient les têtes agglutinées, tandis que, d'autre part, les têtes sont libres dans le point (*ps*). On trouve plus à droite un paquet dont les têtes sont réunies et les queues libres (*ps*); en (*sp*), spermatogonie renfermant des spermatides ou organites producteurs des spermatozoïdes.

18. Différentes cellules dont le contenu est devenu granuleux et coloré et qui ont été signalés dans la figure 13. Ici, on voit en (*g*) la cellule remplie de granules, en (*g'*), les granules paraissant former des cellules ayant un nucléole; en (*g''*), on voit une cellule avec deux granulations; il est permis, en les voyant, de penser que ce sont des cellules destinées primitivement à produire des spermaties ou des œufs atrophiés et transformés en organites de rebut.

19. Un ensemble de nombreux éléments producteurs des spermatozoïdes, au milieu desquels on voit, à des grossissements divers, des spermatozoïdes dont la queue est enroulée et la tête sur le côté du spermatide.

La tête se dégage la première; on trouvera, dans cette figure, tous les

passages entre un spermatozoïde entièrement libre et un ayant à l'extrémité de la queue un reste de la spermatide. En (*s*), les spermatozoïdes fortement grossis (700 fois) pour montrer la tête un peu conique courbée en faucille; enfin, dans le bas, spermatides ou cellules renfermant des spermatozoïdes enroulés.

FIG. 20. L'ensemble des différents éléments de l'épithélium germinatif depuis (*a*), grande cellule remplie de spermatides, en (*b*), (*c*) et (*d*) ayant une seule cellule secondaire interne ou n'ayant qu'un noyau.

21. La première partie du canal ovospermiducte contracté et vu à un assez fort grossissement. Les cellules composantes de sa paroi ont leur grand diamètre perpendiculaire au canal; elles sont chargées de longs et actifs cils vibratiles.

Au-dessus de l'ouverture du canal ovospermiducte, il y a un amas de granulations venant des rebuts de la sécrétion.

22. La même origine du canal (*ovsp*) se dilatant pour recevoir l'œuf (*œ*) qui s'engage dans l'orifice. Prise à la chambre claire.

PLANCHE VI.

ANCYLE (OVOSPERMIDUCTE).

FIG. 23. Partie de l'ovospermiducte couvert de cæcums latéraux remplis de spermatozoïdes. Si l'on voulait employer la nomenclature usitée pour les animaux supérieurs, on pourrait nommer cette partie les *vésicules séminales*.

24. Portion latérale du canal vu dans la figure précédente. Sans aucune préparation. Comme dans tous les organes, on reconnaît une couche mince externe formant la membrane limite avec des noyaux (*n*) et des corpuscules calcaires semés çà et là (*cl*).

On reconnaît, par des stries légères, perpendiculaires aux surfaces, les séparations des cellules qui composent les culs-de-sac, et qui se voient d'une façon si évidente dans les culs-de-sac traités par l'acide acétique, comme dans la figure suivante.

25. Un cul-de-sac de la partie du canal ovospermiducte traité par l'acide acétique très faible. Vu à un grossissement de 500 diamètres.

Les cellules sont énormes et les noyaux granuleux deviennent remarquables.

Dans cette figure, dessinée en vue optique et non en coupe faite par l'instrument tranchant, on reconnaît admirablement les rapports, la situation, la forme des cellules composantes et l'on voit la cavité du cul-de-sac remplie par les spermatozoïdes, qui, chose remarquable, ont toujours les têtes ramassées dans le fond ou le haut du cul-de-sac. Or, le mouvement des cils vibratiles est dirigé de ce fond vers le canal commun; il faut donc que les spermatozoïdes soient arrivés, poussés par leurs mouvements propres pour occuper cette position. Il est difficile, dans les animaux, de trouver un organe plus franchement cellulaire, c'est-à-dire dont les éléments constitutifs cellulaires soient moins transformés.

FIG. 26. Elle est fort intéressante, cette figure, car elle présente à la fois l'union des parties mâles et femelles et la séparation des conduits des deux sexes devenus après elle absolument distincts.

La partie (C) est ce qui a été nommé *crible* ou *carrefour*. En effet, l'ovospermiducte (*osp*) s'y rend. La première glande annexe fournissant l'albumine s'y ouvre (*ga*). Il en part l'oviducte (*od'*), suivi, après un étranglement, d'une seconde partie (*od''*), et le canal déférent (*sd*) en sort à gauche. C'est donc un vrai carrefour, où des éléments divers se retrouvent pour se séparer et suivre chacun une voie distincte.

Dans le haut, le canal (*sd*) est suivi par une dilatation portant trois cæcums (*cd*), quelquefois quatre, dont les fonctions sont assez difficiles à définir. Ils doivent sécréter un liquide accompagnant les spermatozoïdes dans le spermiducte (*sd'*).

27. La cavité de la partie C (carrefour), ouverte pour montrer les différents orifices qui s'ouvrent dans son intérieur : (*oga*), orifice de la première glande annexe ou de l'albumine; (*od*), orifice direct du canal ovospermatique; (*osd*), l'ouverture du carrefour ou crible placé au sommet du museau de tanche (*od'*) faisant saillie dans cette première partie du véritable oviducte. Sur la gauche de cet orifice (*od'*), le canal ovospermiducte se contourne, et, décrivant un arc à concavité ouverte en dehors, se continue avec la partie (*sd*) de la figure précédente; il est ici indiqué par (*sd*).

28. Cette figure représente l'arrivée du canal hermaphrodite (*osd*) sur la face antérieure du carrefour (C). En (*b*), le canal se courbe et, dans la figure, se porte directement en bas en (*sp*); mais, en ce point aussi, il envoie une branche en (*od*). C'est le canal (*b-od*) qui conduira les œufs. C'est l'oviducte, et le canal (*b-sd*) restera l'origine du canal déférent. C'est donc à leur arrivée à l'organe (C) que le partage des deux ordres des produits génitaux se fait.

Remarque. — Le point (*b*) est trop éloigné de l'orifice (*od*), mais il a été ainsi fait pour plus de clarté dans la démonstration.

PLANCHE VII.

ANCYLE (VERGE, FLAGELLUM).

FIG. 29. L'organe copulateur évaginé, comme dans les figures 2 et 5 de la planche III. Le tégument conservé à sa base (*t*) lui forme comme un premier prépuce. La partie saillante (*pr*) est son véritable prépuce, et, par transparence, on voit, dans l'intérieur, le gland (*g*) occupant une sorte de cloaque dont les détails sont donnés et montrés figure 30.

A la base, on voit arriver le canal déférent (*sd*) et le flagellum (F). Celui-ci offre un intérêt particulier dans cette figure; au point (R*t*) est un étranglement qui marque la terminaison de la partie glandulaire et le commencement du canal excréteur.

30. Une partie du tégument (*t*) a été conservée et présente l'orifice (*op*) par où s'échappe le pénis; (*sd*), le canal déférent ou éjaculateur; (*g*), la verge

rentrée dans son fourreau, aiguë comme une alène, et dans laquelle on voit, par transparence, le canal central, dont la vue se perd vers l'extrémité effilée. L'ouverture du flagellum se voit nettement en (F); on reconnaît, par cette figure très exacte, qu'il n'y a aucune communication entre l'orifice du pénis et celui du flagellum; l'un et l'autre se trouvent dans une sorte de cloaque.

FIG. 31. L'extrémité du gland vue à un fort grossissement. Les noyaux des cellules qui le composent sont allongés perpendiculairement à l'axe et très chargés de matière chromophile. Leur nombre va en diminuant jusqu'au moment où l'on n'en voit plus qu'un. (Gross., 1 × 700.)

32. Une partie du canal déférent traitée par le carmin ammoniacal et l'acide acétique. Même grossissement que la figure 31. On distingue très nettement les deux parties centrale et externe dont les éléments sont à la fois très différents par leur taille et leur mode de groupement. (*ci*), couche épaisse interne formant l'épithélium du canal, à cellules bien plus petites et les noyaux plus gros que dans la partie externe (*ce*). Les noyaux de l'une et de l'autre sont très chromophiles et se colorent très vivement.

33. Canal déférent traité par l'acide acétique non coloré, montrant les épaisseurs différentes des couches internes et externes.

34. Extrémité du cul-de-sac du flagellum. Glande simple par excellence traitée par une solution extrêmement faible d'acide acétique. On distingue les petits noyaux de la cuticule externe (*a*), souvent transformés en corpuscules calcaires. Les cellules (*b*), très grandes, claires, ayant un beau noyau, et les cellules (*c*) renfermant des globules nombreux, qu'on retrouve dans la lumière du canal.

35. Point (R*t*) où finit la partie glandulaire et où la partie externe (*ce'*) se développe et prend une plus grande épaisseur. A gauche et au-dessous de la ligne (R*c*), on reconnaît aisément quelle transformation ont subie les deux couches.

A l'intérieur, en (*c*), on voit les globules libres des cellules (*c*) de la figure 33.

36. Une partie du flagellum, prise tout près du point (R*c*), traitée par l'acide acétique; on y voit l'irrégularité de la lumière du canal interne causée par des développements inégaux des cellules des parois.

PLANCHE VIII.

ANCYLE (GLANDES ANNEXES).

FIG. 37. Coupe optique d'un ensemble de quelques culs-de-sac de la première glande annexe (*ga*), glande de l'albumine.

38. Coupe optique de l'une des extrémités d'un cul-de-sac de cette glande; le grand axe des cellules est dirigé perpendiculairement à la surface de la glande et la longueur de la cellule est égale à l'épaisseur de la paroi de la glande. Les extrémités libres des cellules dans la cavité forment comme autant de calottes arrondies saillantes.

FIG. 39. Quelques cellules de la glande vues du côté extérieur et un peu comprimées. (Gross., 1 × 700.) Traitement, acide acétique très faible; noyau peu granuleux.

40. Un lambeau de la paroi d'un cul-de-sac de la glande (*ga*), fort grossissement. Ce qu'il y a d'intéressant dans cette figure, c'est la séparation de la cellule (*c*) qui semble se détacher et abandonner un espace limité entre deux cellules voisines; en (*c'*), un noyau dans un espace un peu granuleux. Est-ce une jeune cellule en voie de formation? La lamelle, qui limite le cul-de-sac, offre des noyaux aplatis (*n*), comme dans les autres organes.

Il faut encore remarquer que les noyaux des grandes cellules sont plus ou moins transparents avec un nucléole. Enfin, que les cellules elles-mêmes fort claires présentent de très rares granules, un ou deux.

41. Une de ces cellules libres et flottant dans le liquide de la préparation, devenue tout à fait sphérique.

42. Extrémité d'un cul-de-sac de la première glande annexe traitée simplement par l'eau. Pour montrer la différence entre cette réaction et celle qui s'accomplit dans la même condition sur la deuxième glande (*gb*) annexe.

43. Quelques culs-de-sac de la seconde glande (*gb*) vus à un très faible grossissement pour montrer le mode de groupement des lobes, lobules et acini de la glande.

44. Un acinus ou cul-de-sac à un grossissement un peu plus fort, traité par l'eau, qui a chassé de son intérieur les granulations produisant la glaire.

Les produits sortis du cul-de-sac sont vus à un grossissement de 500 diamètres, comme dans la figure suivante.

45. Différents noyaux, cellules et granulations, produisant des mucosités et les glaires de sa glande (*gb*).

46. Trois cellules de cette glande (*gb*), intacte et non encore gonflée et n'ayant pas éclaté, couvertes du côté interne de fort longs et actifs cils vibratiles, et remplies de granulations fines qui, lorsqu'elles s'échappent, produisent la mucosité.

47. Extrémité de l'un des culs-de-sac (*cd*) de la première partie du canal déférent après la séparation des produits des deux sexes. Coupe optique, 500 diamètres.

Il est remarquable de voir que, dans tous les organes, presque toutes les cellules ont leur grand diamètre perpendiculaire à la direction de l'axe de l'organe et que leur extrémité extérieure est recouverte par la cuticule mince, à noyaux et à cellules aplaties.

48. Une partie de ces culs-de-sac ou cæcums de l'origine du canal spermatique vue en partie par sa face externe, en partie en coupe optique, pour montrer la différence des formes des cellules dans ces deux positions et ses grands cils vibratiles (500 diamètres).

RECHERCHES

SUR

LA DIGESTION DES POISSONS

(HISTOLOGIE ET PHYSIOLOGIE DE L'INTESTIN)

PAR

ÉMILE YUNG

Professeur de zoologie et d'anatomie comparée à l'Université de Genève.

Notre savoir sur la manière dont les Poissons digèrent laisse encore beaucoup à désirer et les renseignements que l'on trouve dans la littérature sur cette question sont contradictoires en bien des points. Aussi, ai-je entrepris, il y a plusieurs années déjà, des recherches à la fois histologiques et physiologiques, en vue de ma propre instruction, sur la constitution des diverses régions du tube intestinal des Poissons et sur les modifications qu'y subissent les aliments. Ces recherches, confinées d'abord à quelques espèces communes des eaux douces, se sont peu à peu étendues à d'autres espèces, parmi lesquelles plusieurs sont marines ; elles m'ont permis de contrôler l'exactitude de quelques-unes des connaissances acquises, grâce aux travaux de mes prédécesseurs, et d'en acquérir de nouvelles. Et comme il arrive toujours au cours de pareilles recherches, des questions imprévues d'abord se sont posées qui ont élargi mon programme. Je me suis efforcé, dans tous les cas où les circonstances m'ont permis de le faire, de rattacher les effets physiologiques constatés à une différenciation histologique déterminée et d'établir un parallélisme entre le degré de division du travail fonctionnel et celui de la différenciation des éléments le long du tractus intestinal.

Les résultats de cette étude, qui est loin d'ailleurs d'être achevée, seront consignés ici dans une série de chapitres comprenant l'historique de la question, la technique, puis des monographies qui me conduiront à un certain nombre de conclusions générales.

Mes recherches ont été poursuivies, en ce qui concerne les Sélaciens, dans le laboratoire de zoologie expérimentale de Roscoff, et pour les autres Poissons, dans le laboratoire de zoologie et d'anatomie comparée que je dirige à l'Université de Genève. Je prie mon illustre maître, M. H. de Lacaze-Duthiers, de bien vouloir agréer l'expression de ma gratitude pour la large hospitalité qu'il m'a déjà si souvent accordée à Roscoff. Grâce aux excellentes installations de ses laboratoires, j'ai pu me procurer et conserver vivants, dans des conditions exceptionnellement favorables, les Squales soumis aux observations. Les grands bassins de la galerie vitrée où l'eau est sans cesse renouvelée, leur offraient une demeure spacieuse dans laquelle ils ne tardaient pas à reprendre leur vie normale. En outre, le fait que les pêcheurs roscovites capturent pendant l'été des Requins de diverses espèces pour alimenter les Homards du vivier établi dans la localité, m'a facilité l'acquisition d'un nombre relativement considérable de ces animaux et m'a permis, par conséquent, de répéter plusieurs fois mes expériences.

A Genève, un arrangement consenti par le chef du département de justice et police, duquel dépend le service de la pêche, m'autorise de faire pêcher en tout temps au moyen d'une nasse placée à l'intérieur du port ; je puis, de la sorte, renouveler mon matériel de recherches et l'obtenir régulièrement, dans les conditions de santé nécessaires à ce genre d'étude. L'histologie de la muqueuse intestinale ne peut en effet se pratiquer que sur des individus absolument frais et dont les éléments vivent encore au moment de leur fixation. Il est à remarquer, d'autre part, que les Poissons transportés dans un aquarium refusent de prendre de la nourriture pendant un temps qui varie selon les espèces et qui, parfois, est de plusieurs semaines, jusqu'à ce qu'ils soient accoutumés à leur nouvel habitat ou qu'ils

soient pressés par la faim. Il est donc de toute nécessité, pour les expériences physiologiques, de disposer d'une circulation d'eau suffisante pour les entretenir à l'état de santé pendant ce temps. Je suis heureux de constater que cette condition indispensable se trouve réalisée à Roscoff comme à Genève.

I

HISTORIQUE.

A. *Histologie de l'intestin.* — Les publications relatives à l'anatomie et à l'histologie du canal digestif des Poissons sont déjà nombreuses, ainsi qu'on pourra s'en convaincre en consultant l'index bibliographique accompagnant ce mémoire. Les anciens auteurs qui ont rédigé des « histoires naturelles » des Poissons se sont bornés en général à décrire les formes extérieures de l'intestin de quelques espèces. Koelreuter, de Steller, Monro fils ont les premiers porté une attention spéciale sur la disposition de leurs viscères. Monro (**64**), anatomiste fort habile pour son époque, fait suivre son texte d'un atlas où sont figurées quelques particularités importantes, telles que la présence d'un pancréas distinct chez les Sélaciens. Il considère que les appendices digitiformes (appendices pyloriques) tiennent lieu de cette glande chez les Poissons osseux, opinion souvent combattue depuis lors, et qui n'a disparu de la science qu'à partir de l'époque où l'existence d'un pancréas diffus chez les espèces pourvues d'appendices pyloriques fut définitivement démontrée. Sans citer d'ailleurs aucune expérience à l'appui de son dire, Monro enseigne que les diverses humeurs sécrétées par le canal digestif et ses glandes agissent d'une façon analogue à celle des sécrétions produites par les organes correspondants chez l'homme.

Dans la première moitié de notre siècle, Home et Rathke ont apporté surtout d'importantes contributions à la connaissance de l'anatomie intestinale chez les animaux qui nous occupent. Dès 1814, Everard Home (**32**) décrit et figure, dans les premiers volumes de ses

Lectures d'anatomie comparée, l'intestin chez une trentaine d'espèces. Dix ans plus tard, Heinrich Rathke (**79**) fait paraître une description de l'intestin de cinquante-six espèces de Poissons provenant de la mer Baltique. Ces deux publications importantes, auxquelles s'ajoutèrent des monographies dispersées dans les recueils spéciaux, ont fixé nos connaissances sur l'étonnante diversité de formes et de dimensions que présente le tube alimentaire des Poissons. Elles ont fourni une notable portion des faits qui sont cités sur ce point dans les *Traités généraux d'anatomie comparée,* de Meckel (**60**), Cuvier et Duvernoy (**19**), Siebold et Stannius (**93**, **94**), Owen (**70**) et dans les *Leçons de physiologie et d'anatomie comparée* de H. Milne Edwards (**62**).

Nous renvoyons à ces grands ouvrages pour les renseignements relatifs à l'anatomie descriptive macroscopique de l'intestin des Poissons ; ils abondent surtout dans Meckel, Cuvier et Duvernoy. On a sans doute beaucoup ajouté depuis lors aux documents utilisés par eux, mais on n'a guère modifié la conception générale qu'ils avaient de la morphologie de l'intestin chez ces animaux : canal tantôt court, rectiligne et de diamètre uniforme, tantôt plus ou moins long, recourbé sur lui-même, renflé en diverses régions, muni ci et là d'appendices, de cæcums, etc. ; en un mot, tantôt très simple, tantôt fort compliqué, avec ou sans valvules, plis ou villosités, et ressemblant plus ou moins à l'intestin des Mammifères pris régulièrement comme terme de comparaison. Comme chez ces derniers, le canal paraît devoir se diviser en trois portions : intestin antérieur, moyen et postérieur, et chacune de ces portions se subdiviser à son tour, telle l'antérieure en pharynx, œsophage, estomac, etc.

Cependant l'avènement des études histologiques était destiné à modifier sur bien des points cette conception et, notamment, pour en citer un exemple, à révéler l'existence de Poissons dépourvus d'estomac ou, si l'on préfère, dont l'estomac ne possède pas de glandes gastriques. C'est à Bischoff (**4**) que, sauf erreur, revient le mérite d'avoir, le premier, constaté ce fait important. Sprott

Boyd (**95**), le découvreur des glandes gastriques chez les Mammifères, avait noté leur présence dans l'estomac de quelques Poissons. Deux ans plus tard, en 1838, Bischoff (**4**), dans un mémoire consacré à la structure de la muqueuse stomacale chez un grand nombre d'animaux, chercha vainement de pareilles glandes dans l'estomac des Cyprinoïdes, tandis qu'il les trouva chez d'autres espèces, notamment chez l'Anguille. Il conclut donc que les Cyprins n'ont pas d'estomac à proprement parler, et, si singulière que puisse paraître une telle particularité, elle n'est point spéciale aux Cyprinoïdes, elle a été reconnue depuis chez beaucoup d'autres Poissons, et même, dernièrement, chez les Monotrèmes parmi les Mammifères (Oppel).

Nous touchons à l'époque où les anatomistes commencèrent à appliquer le microscope et les méthodes histologiques à l'étude de la constitution intime des tissus dans les diverses classes de Vertébrés. C'est l'aurore de l'histologie comparée. En 1841, Rathke (**82**) inaugure cet ordre de recherches sur l'*Amphioxus*, auquel il reconnaît un revêtement intestinal composé uniquement de cellules épithéliales ciliées et, peu de temps après, Johannès Müller (**66**), dans ses travaux sur les Myxines, arrive à des résultats analogues, confirmant l'homogénéité du recouvrement épithélial de l'intestin chez ces Cyclostomes. Dès le début des recherches histologiques, la simplicité et l'uniformité de la constitution de la muqueuse intestinale des Poissons inférieurs sont donc dûment constatées.

En revanche, dans l'*Anatomie des Salmones*, par Agassiz et Vogt (**1**), ce dernier savant mentionne le fait qu'en comprimant sous le microscope des coupes pratiquées dans la paroi de l'estomac de la Truite commune (*Salmo fario*), on remarque que le fond des anfractuosités de la muqueuse se détache et présente un rouleau en forme de massue. « Il nous a été facile, dit-il, de reconnaître que ce rouleau n'était pas composé de cellules cylindriques, mais bien de cellules rondes et aplaties qui tapissaient le fond du creux et qui s'étaient détachées en entier par la pression. »

Il paraît résulter de cette citation que Vogt avait constaté, dès 1845,

chez la Truite, l'existence de deux sortes de cellules, les cellules épithéliales cylindriques qui recouvrent la superficie de la paroi stomacale et dont, d'ailleurs, il donne la description, puis des cellules rondes, localisées au fond des anfractuosités ou des cryptes de la muqueuse, dont il ne paraît pas avoir reconnu la véritable nature, car il ne les qualifie pas de glandes gastriques. Leydig, au contraire, dans son mémoire sur l'*Anatomie microscopique des Raies et des Requins* (**48**), établit nettement cette distinction en **1852**. Il décrit dans l'estomac de *Squatina angelus*, de *Raja* et de *Torpedo Galvanii* des petites cellules rondes à protoplasma granuleux qu'il considère comme glandulaires (*Magendrüschen*), et l'année suivante, en 1853 (**49**), le même auteur retrouve de pareilles glandes chez l'Esturgeon (*Acipenser nasus*), tandis qu'il signale leur absence dans l'estomac de la Loche (*Cobitis fossilis*) [**50**].

L'existence de cellules glandulaires, distinctes des cellules épithéliales de recouvrement, est donc mise hors de doute dans l'intestin des Poissons, mais les expressions de *cellules glandulaires*, de *glandules*, etc., employées pour les désigner, manquent de précision, et ce n'est que plus tard, en 1857, que, dans son *Traité d'histologie comparée* (**53**), Leydig leur applique la dénomination de *Labdrüsen* (glandes à présure), signifiant ainsi qu'il les considère comme semblables aux glandes gastriques des Vertébrés supérieurs.

Dès lors, ces glandes sont décrites chez de nombreuses espèces de Poissons dans une série de mémoires qui se prolonge jusqu'à nos jours. Il ne nous paraît pas utile d'en donner l'analyse détaillée à cette place; nous rendrons à chacun de leurs auteurs ce qui lui est dû dans les descriptions qui constituent le corps de notre travail, et nous nous contenterons de rappeler, en ce moment, les plus importants de ces mémoires.

Le premier qui ait été spécialement consacré à l'étude des glandes gastriques chez les Poissons, ainsi qu'à la description des tuniques musculaires du tube digestif chez ces animaux est celui de Valatour (**98**). Cet investigateur, dont le travail est rarement cité par ses

successeurs, s'est borné à étudier les seules espèces qu'il put se procurer vivantes, à cause de la rapide altération que subit la muqueuse intestinale après la mort, et qui la rend impropre à toute recherche ; ces espèces sont l'Anguille, le Brochet, la Perche et quelques Cyprinoïdes tels que la Carpe, la Tanche, le Gardon. Quoique la technique employée par lui soit encore bien imparfaite, il donne une assez bonne description des épithéliums, ainsi que des glandes pepsiques observés soit sur des produits de macération, soit sur des coupes, et il apporte un soin particulier à la description des tuniques musculaires des diverses régions de l'intestin. Il confirme l'absence d'estomac, au sens histologique du mot, chez les Cyprinoïdes, et envisage que la portion renflée de leur canal, faisant suite immédiatement à l'œsophage, correspond à l'intestin des autres Poissons. « Je n'y vois, dit-il, aucun organe sécréteur spécial n'existant pas dans l'intestin des autres Poissons. L'estomac manquerait donc complètement chez les Cyprinoïdes ; il ne serait confondu ni avec l'œsophage, ni avec l'intestin ; il n'existerait pas. C'est là un fait bien extraordinaire ; même en réduisant beaucoup l'importance que l'on accordait au suc gastrique, ce suc a toujours des fonctions à remplir ; le régime des Cyprinoïdes ne suffit pas pour expliquer son absence. »

Le mémoire d'Edinger (**21**), paru seize ans plus tard, est à juste titre considéré comme classique ; il confirme sur bien des points les résultats acquis par Valatour (que d'ailleurs il ne cite pas). Dans cet intervalle de temps, la technique histologique s'était perfectionnée, et la célèbre découverte de Heidenhain (**31**), confirmée par Rollett (**86**), de deux sortes de cellules glandulaires dans l'estomac des Mammifères, ainsi que les minutieuses recherches de F.-E. Schulze (**92**) sur les caractères propres aux cellules épithéliales et glandulaires, avaient provoqué un grand nombre d'études devenues le point de départ de sérieux progrès dans la connaissance de la structure de l'intestin des animaux supérieurs. Parmi ces études, celles de Waalewijn (**99**), de Langerhans (**45**) et de Stieda (**96**) eurent

pour objets les Poissons en général, le *Petromyzon Planeri* et l'*Amphioxus* en particulier. Mais si nous nous arrêtons seulement au mémoire d'Edinger, c'est qu'il marque une date dans la question qui nous occupe, tant par le nombre des espèces observées que par les idées générales qu'il suggère.

Edinger prit soin de pratiquer des coupes longitudinales et transversales de toute la paroi intestinale, et notamment au niveau du passage d'une région à l'autre, où les coupes deviennent particulièrement instructives; il expose successivement la structure de l'œsophage, de l'estomac, des appendices pyloriques, de l'intestin moyen et de l'intestin terminal. Portant son attention sur les divers systèmes de plis de la muqueuse, il montre comment ceux-ci se compliquent progressivement et conclut à une évolution de ces systèmes à travers la série des Poissons.

Chez les embryons et chez les types inférieurs, la muqueuse est lisse ou à peu près ; de légers plis longitudinaux commencent à apparaître chez les Cyclostomes, plis qui vont s'accentuant davantage et se compliquant chez les Sélaciens, les Ganoïdes et les Téléostéens, d'un côté par leur multiplication et leur ramification, de l'autre par l'apparition de plis transversaux qui les réunissent, ici et là, les uns aux autres. De la sorte, les plis de la muqueuse, d'abord frangés, deviennent réticulés. Les mailles du réseau de plis sont plus ou moins denses, elles entraînent la formation d'invaginations, de cryptes tubulaires plus ou moins profondes, dans lesquelles les éléments se différencient à des degrés divers. L'estomac et l'intestin moyen seraient les deux sièges principaux de ces différenciations, c'est là que surgissent, à un certain âge de la période embryonnaire, les formations glandulaires, tandis que l'état primitif, représenté par les plis longitudinaux, se maintient aux deux extrémités de l'intestin, le long de l'œsophage chez tous les Poissons et encore le long du rectum chez la plupart.

Selon Edinger, nous devons considérer les glandes de la paroi intestinale comme étant ontogénétiquement et phylogénétiquement

des formations secondaires, lesquelles peuvent ne pas se produire, comme c'est le cas chez les représentants inférieurs de la classe, ou ne se produire que tardivement et dans des portions déterminées du tractus intestinal à l'exclusion des autres.

Les cryptes stomacales ne renferment des cellules gastriques que sur une certaine étendue de l'estomac ; elles subsistent dans la région pylorique de cet organe, mais leurs cellules ne fonctionnent que comme glandes muqueuses. Les appendices pyloriques ne sont que des évaginations de la paroi intestinale et présentent la même structure que cette dernière. Il n'existe pas de glandes proprement dites de l'intestin moyen et l'on ne peut reconnaître une activité sécrétoire à l'intérieur des cryptes qu'aux seules cellules caliciformes. Les autres cellules épithéliales semblent devoir être considérées seulement comme appareils de résorption.

Enfin Edinger a aussi porté son attention sur la question de savoir si les deux espèces de cellules : cellules principales (*Hauptzellen*) et cellules de recouvrement (*Belegzellen*), distinguées par Heidenhain et Rollett dans les glandes gastriques des Mammifères, se retrouvent chez les Poissons. Il conclut à la présence, chez eux, d'une seule sorte de cellules qui ne correspondent exactement à aucune des deux espèces susdites, quoiqu'elles présentent de réelles analogies avec les dernières, c'est-à-dire avec les cellules de recouvrement. Cette conclusion a été généralement acceptée depuis, quoique plusieurs auteurs aient noté des différences entre les cellules gastriques d'un même Poisson. Ainsi, Cajetan (**11**) signale, chez *Cobitis barbatula*, des cellules de l'estomac différant par les dimensions de leurs granulations, comme par le degré de leur noircissement dans l'acide osmique. Ainsi encore, Pilliet (**78**) mentionne quelques légères différences entre les cellules gastriques des Pleuronectes, selon qu'elles sont situées au bord ou au fond de la glande, différences qui tendraient à assimiler les premières aux cellules bordantes et les autres aux cellules principales des Mammifères, « ce qui, ajoute-t-il, viendrait à l'appui de l'opinion que nous avons soutenue déjà (**76**) à

propos de l'identité de ces deux sortes d'éléments, les cellules bordantes ne représentant qu'un degré de développement des principales ».

Quoi qu'il en soit de cette dernière hypothèse, nul anatomiste n'a jusqu'ici infirmé la règle posée par Edinger lorsqu'il affirme que les deux espèces cellulaires des glandes gastriques font défaut chez les Poissons et qu'elles marquent un degré de développement phylogénétique auquel ils sont loin d'avoir atteint.

Le travail d'Edinger conserve encore toute sa valeur, au moins pour ce qui touche aux Téléostéens; car, pour ce qui concerne les espèces appartenant aux autres ordres, l'auteur avoue n'avoir eu à sa disposition que des exemplaires qui lui avaient été envoyés dans l'alcool et l'acide chromique, plus ou moins bien conservés. Nous avons dit pourquoi on ne peut avoir confiance que dans les résultats obtenus sur des pièces de toute fraîcheur et qu'on a préparées soi-même.

Il est impossible de passer sous silence, dans ce rapide exposé historique, les publications de Pilliet et de Cattaneo, parce que, comme celle d'Edinger, elles traitent la question à un point de vue général et rapportent des faits empruntés à l'observation de nombreuses espèces de Poissons.

Le premier de ces auteurs (**75**) a étudié principalement les Sélaciens, les Pleuronectes et quelques autres Téléostéens. Selon lui, les coupes de la muqueuse stomacale des Sélaciens sont remarquables par les grandes dimensions de leurs glandes en tubes, en sorte qu'elles rappellent, en l'exagérant, la disposition qu'offre la muqueuse gastrique du Chien bien portant. Chez les Pleuronectes (**78**), il note la variabilité que peut présenter la muqueuse d'un individu à l'autre de la même espèce. Les glandes peptiques y sont présentes dans toutes les espèces qu'il a observées, mais leur abondance varie d'espèce à espèce, « et dans la même espèce, dit-il, d'un animal à l'autre, et l'on peut voir dans ce fait, sinon une véritable mue de la muqueuse gastrique, du moins une différence considérable dans

l'étendue de la muqueuse occupée par les glandes à ferment, suivant que l'animal est jeune ou développé, suivant aussi que l'activité sécrétoire est sollicitée ou qu'elle ne l'est pas ».

Pilliet met, en outre, en lumière la différence qui existe entre la portion cardiaque de l'estomac des Pleuronectes et sa portion pylorique : la première étant essentiellement peptique, la seconde principalement muqueuse, cette dernière étant munie en outre d'épais muscles annulaires dans sa paroi, qui en fait une sorte de gésier, particularité intéressante au point de vue de l'anatomie comparée. Un autre fait intéressant, révélé par Pilliet, consiste en ce que, dès leur apparition, même chez les individus où elles sont rares et isolées, les glandes gastriques se montrent sous la forme de glandes en tubes composées, c'est-à-dire constituées par des cæcums multiples plus ou moins longs, groupés autour d'un orifice commun. Les unités ainsi représentées tendent d'ailleurs à se grouper.

Cattaneo (**12**) a publié plusieurs mémoires portant sur tous les ordres de Poissons, y compris l'*Amphioxus*. Le nombre des espèces citées par lui, dans son premier travail, s'élève à quarante et une ; toutefois il ne fournit des détails que sur quelques-unes de celles-ci prises comme types et auxquelles il rapporte les autres. Ainsi, pour en citer un exemple, il reconnaît une si grande uniformité de structure parmi les seize espèces d'Acanthoptérygiens qu'il a étudiées, qu'il se contente de décrire la structure de l'intestin de quatre de ces espèces, et encore ne consacre-t-il à cette description que deux pages.

L'intérêt de son travail réside surtout dans le fait qu'il a observé parallèlement l'intestin au cours de son développement embryonnaire, puis chez l'adulte. Il admet comme Edinger l'existence d'un parallélisme entre le développement ontogénique des glandes intestinales des Poissons et leur développement phylogénique. L'épithélium de la muqueuse intestinale se complique et se différencie progressivement au cours de la croissance de l'individu ; il est tel chez l'embryon d'un Saumon, encore renfermé dans l'œuf, que chez

l'*Amphioxus* adulte[1]. Les Poissons les plus élevés dans l'échelle zoologique, les Téléostéens, répètent, dans le cours de leur développement embryonnaire, la structure du tube digestif qui se rencontre successivement chez les Acraniens, les Cyclostomes, les Sélaciens et les Ganoïdes adultes. Les parties les moins différenciées dans l'intestin des formes supérieures ont une structure semblable à celle des parties les plus différenciées des formes inférieures. Enfin, conformément à ce qu'avait déjà vu Edinger, Cattaneo trouve que, dans toutes les espèces de Poissons, la portion intestinale qui se différencie le plus est la portion moyenne (estomac et intestin moyen), tandis que l'œsophage et l'intestin terminal conservent un caractère de plus grande simplicité.

Dans ses publications ultérieures, Cattaneo discute longuement et à plusieurs reprises la question de l'existence ou de la non-existence de deux sortes de cellules gastriques dans l'estomac des Poissons. Il la résout en faveur de la seconde alternative. Toutefois, il reconnaît que ces cellules sont variables et que, sous leurs divers aspects, elles ressemblent tantôt aux cellules principales, tantôt aux cellules de recouvrement de l'estomac des Mammifères, sans pouvoir, dans aucun cas, être identifiées avec elles. Elles doivent donc cumuler les fonctions de ces dernières et marquent vis-à-vis d'elles un stade évolutif inférieur.

Les publications qu'il me reste à mentionner ne nous retiendront pas longtemps. Macallum (**56**) a décrit l'intestin de quelques Ganoïdes, possesseurs, suivant lui, d'un épithélium cilié recouvrant toute l'étendue de l'œsophage et même l'estomac en tout (*Amia*) ou en partie (région pylorique chez *Lepidosteus*), ainsi que de véritables glandes gastriques abondantes, surtout dans la portion cardiaque de l'estomac, ces glandes étant remplacées dans la portion pylorique par des glandes muqueuses (sauf chez *Lepidosteus*, où celles-ci fe-

[1] Des cryptes glandulaires n'apparaîtraient chez l'alevin de Saumon que de cinq à quinze jours après l'éclosion. Cattaneo en attribue la formation au croisement des plis longitudinaux et transversaux formant réseau.

raient entièrement défaut). Decker (**20**), dont le travail est surtout physiologique, a étudié les Poissons d'eau douce, chez lesquels il a constaté des glandes gastriques dont les cellules lui ont montré tant de formes et de réactions diverses, qu'il ne peut consentir à les identifier les unes aux autres. Il se pourrait cependant que ces différences coïncidassent avec divers états fonctionnels d'une même espèce de cellules, mais aucune de ces formes ne peut être comparée à celles que l'on connaît dans les glandes gastriques des Mammifères. Le même auteur considère qu'il est admissible que l'épithélium cylindrique non différencié, étalé sur la muqueuse ou plissé de manière à tapisser de simples cryptes comme celles qui se rencontrent le long de l'œsophage, soit capable de sécréter un ferment digestif. Les cryptes en question pourraient alors être considérées comme des sortes de glandes dont le corps glandulaire ne se serait pas encore formé. Cette conception trouve, selon Decker, un appui dans le fait que des portions de l'intestin détachées des régions dépourvues de glandes et où un examen microscopique préalable n'avait révélé la présence que de simples cellules épithéliales cylindriques se montrent capables de digérer la fibrine. Decker trouve, d'autre part, un appui pour sa manière de voir dans la diversité des images que donnent les cellules épithéliales en question, en présence de réactifs tels que l'acide osmique ou l'hématoxyline de Delafield ; cela paraît démontrer une activité sécrétoire dans le protoplasma de ces cellules [1]. Nous reviendrons sur ce point dans le paragraphe consacré à la physiologie (voir plus bas).

Les mémoires plus récents de Kultschitzky (**41**), de W.-N. Parker (**72**), de Hopkins (**33**), Thesen (**97**), Mazza (**58**), Mazza et Perugia (**59**), Claypole (**17**), Haus (**30**), etc., ont un caractère monographique ou ne portent que sur un petit nombre d'espèces et n'ajoutent que des données de détail à nos connaissances sur l'histologie de

[1] Il faut rappeler à ce propos que Swiecicki et d'autres ont démontré la présence de la pepsine dans l'œsophage de la Grenouille, lequel ne renferme pas de glandes, mais seulement un épithélium.

l'intestin chez les Poissons. Je me borne à les citer à cette place. Enfin, et pour terminer ce rapide historique, je rappellerai la publication récente du très savant ouvrage d'Oppel (**69**), sur l'*Anatomie microscopique comparée de l'estomac et de l'intestin des Vertébrés*, ouvrage de vaste érudition où se trouvent consignés les résultats de tous les travaux modernes relatifs aux questions de fine anatomie soulevées par l'étude du tube digestif dans l'ensemble de ces animaux. Nous y renvoyons les lecteurs désireux de connaître la marche de la science depuis un siècle, son histoire y est fortement documentée et abondamment écrite.

Résumé des faits acquis. — Le tube digestif des Poissons est représenté par un canal plus ou moins long dont les parois sont constituées, comme chez les Mammifères, de plusieurs couches de tissus divers : séreuse, musculaire, sous-muqueuse, muqueuse, etc. Les éléments de ces tissus présentent un degré de différenciations d'autant plus élevé qu'on les considère chez les individus à un âge plus rapproché de l'âge adulte et chez des espèces plus haut situées dans l'échelle zoologique.

Dans la règle, les couches musculaires sont au nombre de deux : la couche externe comprend des fibres longitudinales, la couche interne des fibres transversales ou circulaires [1]; ces fibres sont lisses. Toutefois, outre ces couches de muscles lisses, se rencontrent chez nombre de Poissons des couches supplémentaires de muscles striés situées sur un plan plus superficiel et limitées le plus souvent à la région œsophagienne. Quelques espèces, telles que *Tinca chrysitis*, *Cobitis fossilis*, *Solea* sp., possèdent encore des muscles striés sur tout ou partie de l'estomac. Il est à noter que cette particularité coïncide chez ces espèces avec l'absence ou la réduction des glandes gastriques dans la muqueuse du prétendu estomac et une disposition spéciale de l'épithélium de l'œsophage (stratification de ses cellules, absence de cils) qui le rend plus fort et plus résistant.

[1] Cette disposition est souvent renversée le long de l'œsophage.

Des fibres musculaires lisses (sauf chez *Syngnathus* où elles sont striées), indépendantes des précédentes, se rencontrent aussi dans le tissu conjonctif de la muqueuse elle-même dont elles conditionnent les plissements.

L'épaisseur et la disposition des couches musculaires varient d'une espèce à l'autre et, chez une même espèce, selon la région de l'intestin où on les considère.

La muqueuse est tapissée sur toute son étendue par un épithélium qui, primitivement (chez les embryons et chez les types inférieurs), est composé de cellules cylindriques ciliées, mais qui, secondairement, se présente chez les adultes et dans leurs diverses portions intestinales sous des aspects extrêmement différents.

L'épithélium de l'œsophage conserve, chez beaucoup de Sélaciens et de Ganoïdes, son caractère cilié primitif, tandis que chez d'autres représentants de ces groupes et chez la grande majorité des autres Poissons (Téléostéens, quelques Ganoïdes), il est constitué de plusieurs couches de cellules plates, cubiques, etc., dépourvues de cils. On a signalé quelques espèces chez lesquelles l'épithélium de l'œsophage est, par places, cilié et disposé sur une seule couche, pendant qu'à d'autres endroits il est pavimenteux et disposé en plusieurs strates. Entre les cellules épithéliales sont placées en nombre considérable des cellules caliciformes (*Becherzellen*) à des degrés divers de croissance et dont le protoplasma est plus ou moins refoulé par le mucus auquel il donne naissance. L'œsophage est d'ailleurs le plus souvent plissé longitudinalement ; au sommet de ces plis, l'épithélium présente une disposition en éventail, dans le fond des plis se forment parfois des « cryptes » tapissées de cellules épithéliales, plus longues et plus étroites que celles de la superficie et entre lesquelles abondent les cellules caliciformes. Ces cryptes sont le siège principal de la formation du mucus. Mais il n'existe pas de glandes proprement dites le long de l'œsophage des Poissons que l'on puisse comparer aux glandes œsophagiennes de certains Amphibiens.

Le passage de l'œsophage à l'estomac s'opère brusquement chez

la plupart des Poissons. L'épithélium de ce dernier organe est rarement cilié (quelques Ganoïdes). Dans la règle, il est composé d'une seule couche de cellules cylindriques non ciliées, dont le protoplasma superficiel a un aspect différent de celui de la profondeur de la cellule et paraît chargé de mucus ou d'une substance analogue. (Oppel distingue ces deux portions des cellules de l'épithélium stomacal sous les noms de *portion protoplasmatique* [protoplasmatische Teil] ou *basale* et de *portion supérieure* [Oberende]). Les dimensions de ces cellules varient, sans que leurs variations deviennent caractéristiques d'une espèce à l'autre ; au contraire, elles peuvent être constatées d'une région de l'estomac d'un même individu à la région voisine (Oppel).

Il n'y a jamais de cellules caliciformes intercalées dans l'épithélium stomacal. Ce dernier s'infléchit sur les plis très nombreux et divers de l'estomac et tapisse le sommet des tubes glandulaires qui caractérisent hautement la muqueuse de cet organe.

En effet, chez les Poissons, l'estomac (quand il existe) est la seule portion de l'intestin dont la muqueuse contient des glandes. L'absence de ces glandes dans la portion qui fait immédiatement suite à l'œsophage suffit pour empêcher de considérer cette portion, quelles que soient d'ailleurs ses dimensions, sa musculature et son aspect extérieur, comme un véritable estomac. Les glandes en question sont tubuleuses, tantôt simples, tantôt ramifiées ; dans ce dernier cas, plusieurs tubules aboutissent à un même canal excréteur. Elles apparaissent subitement dès le début de l'estomac, mais leurs tubes sont d'abord courts ; ils s'allongent à mesure que l'on se rapproche de la portion moyenne de l'estomac pour se raccourcir de nouveau dans sa portion postérieure où ils finissent par disparaître complètement. Chez beaucoup d'espèces, les tubes glandulaires paraissent être dépourvus de membrane propre, en sorte que leurs cellules reposent directement sur le tissu conjonctif de la muqueuse. Celui-ci envoie parfois entre les cellules glandulaires de fines fibrilles pourvues de noyaux (notamment chez le Brochet et quelques Raies, d'après Oppel).

L'épithélium superficiel s'invagine sur le col des glandes gastriques dont il tapisse le sommet, puis il cède la place à des cellules claires, différentes de celles qui constituent le corps de la glande et que l'on distingue sous le nom de *cellules du col* (Halszellen) ; leurs fonctions ne sont pas connues. A la suite des cellules du col se montrent les *cellules gastriques* ou *pepsiques* (Labzellen), plus grandes et plus granuleuses que les précédentes [1], de forme variable, selon les espèces et selon leur état fonctionnel, polyédriques ou plus ou moins arrondies, dépourvues de membrane et à noyau (parfois double) riche en corpuscules chromatiques. Les cellules gastriques, malgré la diversité de leurs aspects, appartiennent toutes à une seule espèce qui ne correspond exactement ni aux cellules principales, ni aux cellules de recouvrement des Mammifères, quoique plusieurs auteurs se soient efforcés de les rapporter tantôt à l'un, tantôt à l'autre de ces deux types. Malgré les indices évoqués à l'appui de la thèse qui veut que les cellules gastriques des Mammifères dérivent, les unes des cellules du col, les autres des cellules gastriques des Vertébrés inférieurs, ces indices ont été appréciés si différemment par les auteurs que la question d'une dérivation phylogénétique de ces éléments ne peut être considérée comme résolue [2].

Nous avons dit que, dans la région pylorique de beaucoup de Poissons, les glandes gastriques disparaissent entièrement ; elles sont remplacées par de simples cryptes tapissées de cellules épithéliales peu différenciées qui sont désignées sous le nom de *glandes muqueuses* (*Magenschleimdrüsen* d'Edinger). La région pylorique est ordinairement moins étendue que la portion glandulaire (*Fundus region*) de l'estomac, dont le plissement et l'ampleur varient beaucoup. Il y aurait intérêt, au point de vue physiologique, à déterminer dans chaque espèce la part relative que prennent ces deux régions : gas-

[1] Le diamètre des granulations du protoplasma des cellules gastriques varie assez pour que l'on trouve des intermédiaires entre les cellules à grosses granulations et les cellules à fines granulations reconnues autrefois par Nussbaum (**67**).

[2] Voir, sur cette question, le résumé d'Oppel dans *Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, von Merkel et Bonnet, t. VII, p. 29, 1898.

trique et muqueuse, dans la constitution du revêtement interne de l'estomac.

Les recherches modernes ont beaucoup augmenté le nombre des Poissons qui sont remarquables par l'absence totale de glandes gastriques et, par conséquent, d'estomac au sens histologique du mot. Voici la liste des Poissons sans estomac : l'*Amphioxus* et les Cyclostomes; le *Syngnathus acus* (d'après Edinger et Pilliet), *Cyprinus carpio*, *Tinca vulgaris*, *Leuciscus dobulus*, *L. rutilus*, *Phoxinus lævis* (d'après de nombreux auteurs), *Cobitis fossilis* (d'après de nombreux auteurs), *Labrus bergylta* (Pilliet), *Crenilabrus pavo* (Pilliet), *Gasterosteus pungitius* (Edinger), *Callionymus lyra* (Pilliet), *Lepadogaster bimaculatus* (Pilliet), *Blennius pholys* (Pilliet), et tous les Dipnoïques (d'après plusieurs auteurs).

Rappelons à cette place que, chez les Cyprinoïdes auxquels l'estomac proprement dit fait défaut, le canal cholédoque débouche dans l'intestin, immédiatement en arrière de l'œsophage ; raison de plus pour admettre que, malgré les apparences extérieures qui ont conduit certains auteurs à nommer *estomac* cette portion du tractus intestinal, elle appartient bien déjà à l'intestin moyen, réuni bout à bout à l'œsophage, comme le disait Valatour. Chez les Poissons munis d'un estomac, le canal biliaire est, en effet, repoussé en arrière de cet organe et débouche régulièrement dans le duodénum, autrement dit dans la portion antérieure de l'intestin moyen [1].

La muqueuse de ce dernier diffère nettement de celle de l'estomac, en sorte qu'à défaut de valvule pylorique, l'examen histologique constate facilement le passage de l'estomac à l'intestin. Cette muqueuse, ordinairement plissée de façons très diverses et qui, chez les Cyclostomes, les Sélaciens, les Ganoïdes et les Dipnoïques, s'évagine considérablement pour constituer la valvule spirale, recouvre la paroi

[1] La question de savoir si l'absence de glandes gastriques doit être considérée comme un état primitif ou comme le résultat d'une évolution rétrograde a donné lieu à des discussions intéressantes. Elle ne paraît pas pouvoir être tranchée dans le même sens pour toutes les espèces. Voir Oppel (**69**).

intestinale plus ou moins puissamment musclée et montre de nombreux appareils lymphoïdes. L'épithélium qui la recouvre et s'infléchit autour des plis, des villosités et de ses autres évaginations, pour les tapisser sur toute leur hauteur, est essentiellement composé de cellules cylindriques ou coniques rarement ciliées. L'extrémité superficielle de ces cellules est parfois différenciée et recouverte d'une sorte de plateau strié par de fins canalicules poreux; l'extrémité profonde plus ou moins pointue s'enfonce dans le tissu conjonctif sous-jacent. Entre les cellules cylindriques sont intercalées sur toute l'étendue de l'intestin moyen, mais en quantités variables selon ses régions, des cellules caliciformes longues et étroites ou courtes et renflées dont le sommet est occupé par une goutte plus ou moins volumineuse de mucus qui se déverse dans la cavité de l'intestin. Chez quelques Poissons, on constate, entre ces deux types de cellules cylindriques et caliciformes, de nombreux intermédiaires. L'origine et le mode de reproduction de ces diverses cellules sont actuellement fort controversés par les histologistes. On s'accorde généralement à considérer les cils comme la conservation d'un état primitif. Chez quelques Téléostéens dont les cellules épithéliales sont couvertes d'un plateau, on peut constater le passage de leur protoplasma à travers les canalicules de ce plateau ; mais les mouvements des prolongements protoplasmiques ainsi formés sont encore contestés.

La structure des appendices pyloriques est la même que celle de l'intestin moyen, dont ils sont de simples évaginations.

Les Poissons sont dépourvus de gros intestin au sens de l'anatomie humaine. Leur intestin terminal diffère parfois de l'intestin moyen par l'épaisseur de ses parois et l'abaissement ou la disparition des plis de sa muqueuse. Chez les Sélaciens, l'épithélium qui recouvre cette dernière comprend plusieurs couches de cellules plus ou moins aplaties et offre le même aspect que celui qui tapisse le plafond de la cavité buccale. Jusqu'ici on n'a pas signalé de glandes de Brunner chez les Poissons; quant aux glandes de Lieberkühn, elles font également défaut chez eux, quoiqu'on puisse considérer

les cryptes de l'intestin moyen comme des ébauches de pareilles glandes.

Liste des Poissons dont tout ou partie de l'intestin a été étudié au point de vue histologique.— Afin de faciliter les recherches ultérieures, nous donnons ici la liste des espèces sur l'intestin desquelles l'attention des histologistes s'est portée. Plusieurs d'entre elles n'ont été que partiellement ou incidemment décrites à ce point de vue. Toutefois, l'on trouvera dans les publications des auteurs cités à la suite du nom de l'espèce des renseignements plus ou moins satisfaisants.

LEPTOCARDES.

Amphioxus lanceolatus, Stieda, 1873; Langerhans, 1876; Edinger, 1877; Schneider, 1879; Cattaneo, 1886, et tous les auteurs qui ont publié des monographies de cette espèce.

CYCLOSTOMES.

Myxine, J. Müller, 1845; Leydig, 1857.

Petromyzon marinus, Cattaneo, 1886.

Petromyzon fluviatilis et *P. Planeri*, Leydig, 1853 et 1857; Brinton, 1859; Schulze, 1867; Langerhans, 1873; Edinger, 1877; Schneider, 1879; Cattaneo, 1886; Claypole, 1895; Schäffer, 1895. Ce dernier a étudié seulement *Ammocetes*.

SÉLACIENS.

Chimæra monstrosa, Leydig, 1851; Gegenbaur, 1878; Cattaneo, 1886; Mazza et Perugia, 1894; Oppel, 1896.

Acanthias vulgaris et *A. Blainvillii*, Leydig, 1852; Cattaneo, 1886 et 1887; Kantorowicz, 1897.

Lamna cornubica, Pilliet, 1885.

Alocepias vulpes, Retzius, 1819; Oppel, 1896.

Scyllium canicula, Pilliet, 1885; Cattaneo, 1886.

Pristiurus sp., Edinger, 1877.

Galeus canis, Kantorowicz, 1897.

Mustelus lævis, Edinger, 1877 ; Oppel, 1896 ; Kantorowicz, 1897.

Squatina angelus, Leydig, 1852 ; Edinger, 1877 ; Pilliet, 1885.

Trigon pastinaca, Kultschitzky, 1887.

Myliobates sp., Oppel, 1896.

Cephaloptera giorna, Mazza, 1891.

Raja clavata, Waalewjin, 1872 ; Edinger, 1877 ; Cattaneo, 1886 et 1887 ; Kultschitzky, 1887.

Raja asterias, Oppel, 1896.

Raja miraletus, Oppel, 1896.

Læviraja oxyrhynchus, Cattaneo, 1886.

Torpedo marmorata, Edinger, 1877 ; Oppel, 1896.

Torpedo narke, Cattaneo, 1886.

Torpedo aculeata, Edinger, 1877.

GANOÏDES.

Acipenser sturio et autres Esturgeons d'Europe. Müller, 1845 ; Leydig, 1853 et 1857 ; Edinger, 1877 ; Cattaneo, 1886 ; Macallum, 1886 ; Kultschitzky, 1887 ; Oppel, 1896.

Acipenser rubicundus, Macallum, 1886 ; Hopkins, 1895.

Scaphirhynchus sp., Hopkins, 1895.

Polyodon, Hopkins, 1895.

Polypterus bichir, Leydig, 1854 et 1857.

Lepidosteus sp., Edinger, 1877 ; Macallum, 1886 ; Hopkins, 1895.

Amia sp., Macallum, 1886 ; Hopkins, 1895.

TÉLÉOSTÉENS.

Syngnathus acus, Edinger, 1877 ; Pilliet, 1885 ; Cattaneo, 1886.

Balistes sp., Edinger, 1877.

Anguilla vulgaris, Bischoff, 1838 ; Glaettli, 1852 ; Valatour, 1861 ; Schulze, 1867 ; Waalewjin, 1872 ; Cajetan, 1883 ; Cattaneo, 1886.

Conger vulgaris, Pilliet, 1885.

Symbranchus marmoratus, Edinger, 1877.

Clupea harengus, Stirling, 1884 et 1885.

Engraulis encrasicholus, Pilliet, 1885.

Alausa vulgaris, Waalewjin, 1872.

Esox lucius, Valatour, 1861 ; Grimm, 1866 ; Waalewjin, 1872 ; Edinger, 1877 ; Nussbaum, 1882 ; Cajetan, 1883 ; Cattaneo, 1886 ; Decker, 1887 ; Oppel, 1896.

Trutta fario, Valatour, 1861 ; Cajetan, 1883 ; Oppel, 1896.

Salmo, Waalewjin, 1872 ; Cattaneo, 1886.

Cyprinus carpio et *Tinca vulgaris* (ainsi que les Cyprinoïdes en général), Bischoff, 1838 ; Valatour, 1861 ; Langer, 1870 ; Waalewjin, 1872 ; Biedermann, 1875 ; Edinger, 1877 ; Luchhau, 1878 ; Garel, 1879 ; Cattaneo, 1886 et 1887 ; Decker, 1887 ; Oppel, 1896.

Leuciscus rutilus, Waalewjin, 1872 (et les auteurs qui ont traité les Cyprinoïdes en général).

Gobio fluviatilis, Edinger, 1877.

Abramis brama, Edinger, 1877.

Alburnus lucidus, Edinger, 1877.

Chondrostoma nasus, Edinger, 1877.

Cobitis fossilis, Leydig, 1853 et 1857 ; Biedermann, 1875 ; Edinger, 1877 ; Lorent, 1878 ; Decker, 1887.

Cobitis barbatula, Glaettli, 1852 ; Cajetan, 1883.

Silurus glanis, Schulze, 1867 ; Edinger, 1877.

Heterobranchus, Ricci, 1875.

Fierasfer acus, Emeri, 1880.

Lota vulgaris (*Gadus lota*), Glaettli, 1852 ; Valatour, 1861 ; Melnikow, 1866 ; Waalewjin, 1872 ; Edinger, 1877 ; Cattaneo, 1886.

Gadus pollachius, Pilliet, 1885.

Gadus aeglefinus, Waalewjin, 1872.

Gadus luscus, Pilliet, 1885.

Gadus morrhua, Waalewjin, 1872.

Motella tricirrata, Pilliet, 1885.

Rhombus maximus, Edinger, 1877 ; Pilliet, 1885 ; Kultschitzky, 1887.

Rhombus lævis, Waalewjin, 1872.

Rhombus norvegicus, Pilliet, 1885.

Pleuronectes platessa, Waalewjin, 1872.

Solea vulgaris, Valatour, 1861 ; Waalewjin, 1872 ; Pilliet, 1885 ; Cattaneo, 1886.

Labrus bergylta, Pilliet, 1885.

Crenilabrus pavo, Oppel, 1896.

Crenilabrus melas, Edinger, 1877.

Perca fluviatilis, Glaettli, 1852 ; Valatour, 1861 ; Edinger, 1877 ; Cajetan, 1883 ; Cattaneo, 1886.

Acernia cernua, Schulze, 1867.

Serranus hepatus, Edinger, 1877 ; Oppel, 1896.

Gasterosteus spinachia, Schulze, 1867.

Gasterosteus aculeatus, Cajetan, 1883.

Gasterosteus trispinatus, Langley, 1879 ; Langley et Sewall, 1879.

Gasterosteus pungitus, Edinger, 1877.

Mullus surmuletus, Pilliet, 1885.

Mullus barbatus, Edinger, 1877.

Pagellus Bograveo, Pilliet, 1885.

Chrysophrys aurata, Pilliet, 1885.

Scorpæna porcus, Oppel, 1896.

Scarpæna scrofa, Oppel, 1896.

Dactylopterus volitans, Leydig, 1854 ; Edinger, 1877.

Cottus scorpius, Schulze, 1867 ; Pilliet, 1885.

Trigla lyra, Edinger, 1877 ; Cattaneo, 1886.

Uranoscopus scaber, Edinger 1877 ; Cattaneo, 1886 ; Oppel, 1896.

Trachinus draco, Pilliet, 1885 ; Oppel, 1896.

Scomber scomber, Brinton, 1859 ; Ricci, 1875 ; Pilliet, 1885.

Naucrates ductor, Edinger, 1877.

Zeus faber, Edinger, 1877 ; Oppel, 1896.

Gonostoma denudatum, Edinger, 1877.

Caranx trachurus, Pilliet, 1885.

Gobius niger, Pilliet, 1885 ; Kultschitzky, 1887 ; Oppel, 1896.

Gobius cruentatus, Oppel, 1896.

Callionymus lyra, Pilliet, 1885.

Cyclopterus lumpus, Waalewjin, 1872.
Lepadogaster bimaculatus, Pilliet, 1885.
Blennius pholys, Pilliet, 1885.
Cepola rubescens, Oppel, 1896.
Mugil cephalus ou *capito*, Ricci, 1875 ; Pilliet, 1885 ; Cattaneo, 1886.
Lophius piscatorius, Ricci, 1875 ; Oppel, 1896.

DIPNOÏQUES.

Ceratodus Forsteri, Edinger, 1877.
Lepidosiren paradoxa, Edinger, 1877.
Protopterus annectens, Edinger, 1877 ; Parker, 1889 et 1892.

B. *Physiologie de l'intestin.* — Les premières expériences relatives à la digestion des Poissons sont dues à Spallanzani (**121**). Ce savant opéra sur l'Anguille, le Barbeau, la Carpe et le Brochet. Ayant fait descendre des tubes pleins de chair de Poisson dans l'estomac de quatre Anguilles conservées en vie dans une petite carpière, et, les y ayant laissés pendant trois jours et dix-huit heures, il retrouva ces tubes couverts d'une « mucosité obscure » ; cinq d'entre eux étaient vides et il restait, dans trois autres, un petit morceau de chair de la grosseur d'un pois qui se décomposait aussitôt qu'on le touchait. Spallanzani remarqua qu'au commencement de l'œsophage des Carpes, le palais est recouvert d'une liqueur blanche, abondante, visqueuse, insipide, échappant de plusieurs papilles blanches et aiguës, comme aussi des places voisines dépourvues de papilles; la liqueur suintant de ces dernières lui parut cependant plus transparente et plus fluide. Chez le Brochet, « quoiqu'on ne voie aucune petite glande dans l'œsophage ou l'estomac », ces organes, surtout le dernier, sont baignés par une très grande quantité de liqueur. Les aliments qui y sont introduits dans de petits tubes s'y digèrent beaucoup plus promptement « que chez les Serpents ». Spallanzani ouvrit un jour un Brochet et y trouva un petit Poisson qui avait environ 3 pouces de long et qui occupait toute la longueur de l'esto-

mac, la tête seule était dans l'œsophage. Les marques de la digestion étaient plus sensibles dans la portion du Poisson contenue dans l'estomac. Ayant répété cette observation sur une Lamproie d'eau douce qui avait été avalée par une Carpe, Spallanzani conclut que la digestion est plus prompte dans le fond de l'estomac que dans ses parties plus élevées ; mais que, cependant, l'estomac n'a pas seul la faculté digestive, l'œsophage la partageant avec lui quoique à un moindre degré d'énergie. Il remarque enfin que la digestion s'effectue sans trituration, car les tubes dont il faisait usage ne montraient, après avoir séjourné dans l'estomac et malgré la minceur de leurs parois, aucune trace de déformation.

De la digestion dans l'intestin, de l'action de la bile, Spallanzani ne dit pas un mot; on sait qu'à ses yeux l'estomac est, chez tous les animaux, le siège central du phénomène.

Cinquante ans plus tard, Tiedemann et Gmelin consacrent quelques pages de leurs *Recherches expérimentales sur la digestion* (**124**) aux Poissons. Ils avouent n'avoir fait qu'un très petit nombre d'expériences personnelles et encore celles-ci ne sont-elles que de simples observations sur le contenu intestinal de Truites, de Barbeaux (*Cyprinus barbus*), de Vandoises (*C. leuciscus*), d'Ablettes (*C. alburnus*), accompagnées d'analyses et de réactions chimiques des liquides digestifs, surtout de la bile. Ils constatent, entre autres, que chez les Poissons à jeun, l'estomac est vide et resserré et que le mucus appliqué contre ses parois rougit à peine le tournesol, tandis que lorsque l'estomac est plein d'aliments, il renferme un acide libre qui rougit fortement le tournesol et coagule le lait.

Tiedemann et Gmelin ont vu que les petits Poissons trouvés dans l'estomac des Truites étaient ramollis à l'extérieur et avaient une partie de leur chair déjà dissoute. Ils admettent, par analogie, que l'acide du suc gastrique des Poissons est probablement un mélange d'acide acétique et d'acide hydrochlorique. « L'existence de ce dernier, disent-ils, est annoncée par la dissolution des os et des arêtes, car le phosphate de chaux ne se dissout qu'en très petite quantité

dans l'acide acétique. » Les auteurs que nous résumons ici brièvement ont aussi porté leur attention sur le liquide des appendices pyloriques, lequel est blanchâtre et visqueux ; il ne rougit pas le tournesol ou ne le rougit que peu. « Ce liquide, croient-ils, est destiné à se mêler aux aliments dissous par l'estomac, afin d'accélérer leur assimilation. »

Enfin, ils rappellent quelques observations isolées faites par d'anciens auteurs : Sténon, Brunner, Lorenzini, Réaumur, Viridet, dont nous n'avons pas réussi à nous procurer les ouvrages ; observations que les leurs ne font que confirmer et qui, toutes ensemble, les amènent à conclure que les substances contenues dans l'estomac et le canal intestinal des Poissons ont une grande ressemblance avec celles qu'on trouve dans les mêmes organes chez les Mammifères et les Oiseaux.

Je passe sous silence les renseignements fournis par les ouvrages de physiologie de cette période ; ils ne font que répéter Tiedemann et Gmelin et refléter les opinions courantes alors sur les phénomènes digestifs chez les Mammifères. Il nous faut arriver à l'époque contemporaine pour rencontrer quelques données nouvelles. En 1873, Fick et Murisier (**104**) appellent l'attention sur le fait que le ferment de l'estomac de la Truite et du Brochet ne peut être identifié avec celui des animaux supérieurs par la raison qu'il digère encore à une température voisine de zéro degré l'albumine coagulée et qu'à la température de 40 degrés son action ne se montre pas plus énergique qu'à 10 degrés, tandis que l'inverse est vrai pour la pepsine des Mammifères. La même année, Rabuteau et Papillon (**115**) reconnaissent que le suc gastrique et le suc pancréatique de la Raie sont acides. Le premier, distillé au bain-marie, dégage des vapeurs dont la condensation fournit un liquide incolore précipitant le nitrate d'argent, ce qui les conduit à considérer ce liquide comme contenant de l'acide chlorhydrique. Un peu plus tard, Homburger (**105**) conclut de ses recherches sur *Cyprinus tinca*, *Chondrostoma nasus*, *Scardmius erythrophthalmus* et *Abramis brama*, que l'ex-

trait de la muqueuse intestinale de ces Poissons (comme aussi leur bile et l'extrait de leur foie) digère la fibrine, émulsionne les graisses et saccharifie l'amidon. En même temps que lui, Luchhau (**55**) expérimente, au moyen d'extraits glycériques de la muqueuse stomacale de Saumon, de Brochet et de Sandre, il leur reconnaît une action peptonisante sur la fibrine, laissant « à d'autres », dit-il, le soin de comparer les peptones ainsi obtenues avec celles produites par la digestion gastrique chez les Mammifères. Contrairement à l'assertion de Fick et Murisier, confirmée par Hoppe-Seyler, il observe que l'action peptonisante est plus rapide à 40 degrés qu'à 15 degrés. Le ferment sécrété par les glandes gastriques des Poissons se conduirait donc, selon lui, comme celui des Mammifères, avec cette différence toutefois qu'il agirait encore (quoique plus faiblement) aux températures basses, voisines de zéro degré, lesquelles détruisent les ferments des animaux supérieurs.

Luchhau a aussi examiné l'activité des sucs digestifs des Cyprinoïdes dépourvus d'estomac : *Cyprinus carpio*, *C. blicca*, *C. carassius*, *C. tinca*, *Abramis brama*, *Cyprinus erythrophthalmus*. Chez aucun, il n'a trouvé de ferment digérant en milieu acide; donc pas de pepsine. En revanche, la fibrine est régulièrement digérée par l'extrait neutre ou alcalin de la muqueuse intestinale ; l'action digestive de cet extrait est accélérée par une température de 40 degrés ; elle est assez énergique, quoique moindre sous ce rapport, que celle de l'extrait de la muqueuse stomacale du Brochet. Luchhau compare donc le ferment de l'intestin des Cyprins à la trypsine des Mammifères, et cela d'autant plus que, comme cette dernière, les peptones qu'il produit sont accompagnées de tyrosine et de leucine. Mais ce ferment n'est pas seul. Luchhau a, en effet, constamment obtenu la transformation de l'amidon cuit en sucre en présence de l'extrait intestinal. Celui-ci contient donc une diastase à côté de l'hypothétique trypsine. Luchhau a, en outre, observé que, tandis que le ferment digestif de la fibrine est plus abondamment sécrété par les portions de l'intestin faisant suite à l'œsophage que par celles

de la région moyenne du canal, le ferment digestif de l'amidon est produit à peu près également par toute l'étendue de l'intestin. Quant à un ferment digérant les graisses, il n'en a pas trouvé. L'huile d'olive ne subit pas d'altérations sensibles.

Enfin, Luchhau a vainement cherché, dans l'extrait glycérique du foie des Cyprins, un ferment agissant sur les albuminoïdes ; il doute, par conséquent, de la justesse de l'opinion de Krukenberg, qui considère le foie des Cyprinoïdes comme équivalent à un hépato-pancréas.

Ce dernier investigateur a publié plusieurs mémoires sur la question qui nous occupe (**108**). Nous ne pouvons en donner ici une analyse détaillée. Ses recherches ont porté sur l'intestin proprement dit, puis sur les glandes digestives annexes, d'espèces très différentes, appartenant à tous les ordres de la classe, sauf celui des Dipnoïques. Voici les principaux faits qui en résultent :

Quoique aucun Poisson ne possède de glandes salivaires, plusieurs fabriquent dans leur muqueuse buccale une diastase propre à la saccharification de l'amidon cuit. C'est le cas notamment de *Cyprinus carpio* et de *Lophius piscatorius.*

L'estomac se comporte de manières très différentes. Chez les uns (Sélaciens, Ganoïdes et quelques Téléostéens), cet organe sécrète de la pepsine semblable à celle des Mammifères, en ce sens qu'elle agit en milieu acide, mais différente, sous le rapport de la température relativement basse à laquelle son activité demeure entière. Chez les autres (certains Téléostéens, tels que *Zeus faber*, *Scomber scomber*), l'estomac ne produit de la pepsine que dans sa portion antérieure, le fond de l'estomac sécrétant un mélange de pepsine et de trypsine, ou, en d'autres termes, un suc capable de digérer la fibrine aussi bien en présence d'un alcali que d'un acide. Chez d'autres encore (*Gobius*, *Cyprinus*), l'estomac, ou l'organe prétendu tel, ne fournirait aucun ferment, ni pepsine, ni trypsine, en sorte que la digestion, chez ceux-ci, s'effectuerait exclusivement dans l'intestin moyen.

Du reste, chez les Sélaciens et les Ganoïdes, l'estomac ne serait

point le siège exclusif de la production de pepsine, cet enzyme se retrouvant dans la portion initiale de l'intestin moyen, jusqu'au point où débouchent le canal pancréatique chez les premiers et les appendices pyloriques chez les seconds.

Chez les Sélaciens, le pancréas massif donne naissance à de la trypsine. Chez les Ganoïdes et les Téléostéens, dont le pancréas est disséminé et en partie mêlé au tissu hépatique, on peut extraire du foie un ferment analogue à la trypsine, lequel est absent du foie des Sélaciens (et très particulièrement de celui de *Mustelus vulgaris*).

Chez les Cyprins, non-seulement la trypsine se rencontre dans le tissu du foie, mais encore dans la muqueuse de l'intestin moyen, de telle sorte que cette portion du canal intestinal doit être considérée comme le siège principal de la digestion.

Le prétendu pancréas de l'Esturgeon et du Brochet (d'après Alessandrini) n'est point une glande digestive ; chez le second de ces Poissons, il ne consiste même qu'en une accumulation de graisse.

Quant aux appendices pyloriques, les expériences ont conduit à des conclusions différentes. Chez la plupart des Poissons, ils ne renferment que du mucus et du chyle et jouent le rôle d'organes absorbants, tandis que chez quelques-uns, tels que *Thynnus vulgaris*, ils sécrètent un ferment voisin de la trypsine et chez quelques autres (*Trachinus draco*) à la fois de la trypsine et de la pepsine et chez d'autres encore (*Acipenser sturio*), de la trypsine, de la pepsine et de la diastase.

Enfin Krukenberg admet que chez beaucoup d'espèces, le foie, qu'il considère comme un hépato-pancréas, et la muqueuse de l'intestin moyen sécrètent un ferment diastatique, aussi bien que la muqueuse buccale.

La tendance générale de ses études, tendance qui se manifeste dès ses premières publications, est d'établir l'existence d'une évolution progressive de la fonction digestive depuis les Invertébrés (Mollusques, Crustacés, etc.) jusqu'aux Vertébrés supérieurs. Les

Poissons montreraient, suivant lui, par la grande diversité de la distribution de leurs glandes à ferments digestifs, les principaux stades de cette évolution.

Dans ses recherches sur la composition du suc gastrique qui remontent à 1878, Ch. Richet (**116**) fut amené à analyser ce suc chez divers Poissons. Il y mit hors de doute la présence de l'acide HCl, libre ou combiné avec des substances organiques telles que la tyrosine et la leucine, comme chez les autres Vertébrés, et la proportion relativement énorme de cet acide qui explique le pouvoir digestif intense constaté par lui chez certaines espèces. En opérant sur le suc gastrique de *Lophius*, *Scyllium* et *Raja*, il y trouve jusqu'à 10 et 15 pour 1000 d'acide HCl.

Comparant l'activité digestive de la muqueuse stomacale chez *Lophius* et *Scyllium*, il constata que, chez cette dernière espèce, le pouvoir digestif est beaucoup plus grand que chez la première. En collaboration avec Mourrut (**118**), Richet observa chez les deux Poissons ci-dessus que le liquide stomacal perd de son énergie digestive par la filtration, ce qui le conduit à penser que la pepsine ne passe qu'en partie à travers le filtre, une autre partie étant probablement retenue dans les cellules glandulaires, incomplètement désagrégées. Une trop forte acidité (25 pour 1000) empêche la peptonisation. La chaleur la favorise, jusqu'à un certain degré, quoique d'une manière générale, la peptonisation s'effectue encore à basse température.

Ainsi, à 12 degrés, la muqueuse stomacale peptonise la fibrine, alors que la pepsine de Porc ne manifeste pas d'action. Richet et Mourrut observent qu'à 40 degrés le suc gastrique du Chien l'emporte en activité sur celui de Poisson, tandis qu'à 32 degrés, c'est le contraire qui est vrai. Donc à leurs yeux, c'est dans la persistance de l'action de la pepsine des Poissons à des températures basses auxquelles la pepsine des Mammifères cesse d'agir, que réside son principal caractère distinctif. En outre, elle agit en présence de doses d'acide beaucoup plus fortes que la pepsine des Mammifères.

Les deux auteurs que nous venons de citer constatent que pepsine et acide se produisent sous l'excitation des aliments et diminuent ou disparaissent entièrement lorsque l'estomac des Poissons est à jeun. Enfin, ils ne reconnaissent aucune action du suc gastrique de ces animaux sur l'amidon.

Richet est revenu plus tard (**119**) à cette étude de la digestion des Poissons, en l'étendant aux fonctions du pancréas des Sélaciens. L'important mémoire qu'il publia en 1882, confirme et précise les données précédentes, il renferme de plus quelques faits nouveaux tels que l'affirmation que le suc gastrique des Squales digère parfaitement la chitine des Crustacés, et un aperçu de la manière dont se forme le suc gastrique par une sorte de fonte de la muqueuse stomacale. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce point. Quant à l'action du suc pancréatique, de *Scyllium* et de *Galeus*, elle serait nulle sur les substances albuminoïdes [1] et se bornerait à transformer l'amidon en sucre et à émulsionner les huiles (ainsi que d'ailleurs Claude Bernard l'avait constaté avec le pancréas d'une Raie).

Enfin, le savant physiologiste a reconnu dans le liquide séreux de la cavité péritonéale de plusieurs Poissons, et dans les replis mésentériques des Carpes et des Tanches, la présence d'une diastase saccharifiant l'empois d'amidon. Cette diastase ne serait point un produit de sécrétion des microbes, car son action se manifeste en présence d'antiseptiques comme le salicylate de soude ou le cyanure de potassium (**120**).

Nous devons signaler comme remontant à la même époque les travaux de Raphaël Blanchard sur des fonctions de la glande digitiforme des Plagiostomes (**102**) et les appendices pyloriques des Téléostéens (**103**). Ils tendent à établir que le premier de ces organes, la glande digitiforme, fabrique un ferment émulsif pour les graisses (huile d'olive) et un ferment diastatique transformant en glucose l'amidon cuit ou cru, mais ils ne donnent pas la raison de la situa-

[1] Selon M. Richet, le pancréas des Squales ne produirait donc pas de trypsine, ferment dont la présence y est au contraire admise par Krukenberg.

tion d'une telle glande en un lieu, le voisinage immédiat de l'anus, où ses produits ne peuvent plus servir utilement à la digestion, puisqu'ils se déversent sur des matières fécales.

Les appendices pyloriques, loin d'être de simples organes d'absorption, comme l'admettait Edinger (**21**), seraient au contraire, selon Blanchard, des « représentants imparfaits du pancréas [1] » fabriquant un ferment diastatique, saccharifiant toujours l'amidon cuit et souvent même l'amidon cru et un ferment tryptique peptonisant l'albumine et la fibrine en un milieu alcalin ou neutre, ferment qui a été également constaté par W. Stirling (**122**).

Ce dernier investigateur a opéré sur le Hareng, la Morue et la Merluche, dont il faisait macérer la muqueuse stomacale et pylorique dans la glycérine. L'extrait glycérique de l'estomac lui a donné régulièrement des digestions de fibrine en milieu acidifié par 2 pour 1000 de HCl et l'extrait des appendices pyloriques, a donné le même résultat en présence de carbonate de soude, d'où sa conclusion que le premier de ces organes sécrète de la pepsine et les seconds de la trypsine.

Decker (**20**) a publié en 1887 des résultats fort singuliers et à bien des égards déconcertants. Il semble cependant avoir procédé avec beaucoup de soins, changeant d'instruments pour détacher chaque partie de l'intestin (œsophage, estomac, etc.) et préparant des extraits de ces diverses régions dans une solution de 0,1 pour 100 de HCl, après avoir constaté l'état de leurs réactions. Ces dernières se sont montrées d'une inconstance remarquable, l'estomac était tantôt neutre, tantôt alcalin.

Il cite le cas d'une Anguille dont l'estomac contenait une nageoire à moitié digérée et qui, cependant, lui fournit une réaction alcaline, et le cas d'un Brochet dont la muqueuse de l'œsophage digérait la fibrine beaucoup plus rapidement que celle de l'estomac. D'ailleurs, il trouve chez les espèces qu'il examine que, non-seulement l'œso-

[1] Leur inaction sur les graisses empêche seule de les comparer à un véritable pancréas.

phage, mais encore l'intestin sur toute son étendue et dans ses dépendances (cloaque, appendices pyloriques), produit un ferment qu'il compare à la pepsine, parce qu'il digère la fibrine en solution acide (ce dernier fait se met en opposition avec ce qu'ont vu les autres physiologistes) et il conduit naturellement Decker à la conclusion que, chez les Poissons, la sécrétion d'un ferment peptique n'est pas liée à des cellules d'une forme déterminée (cubique, conique ou polyédrique), mais qu'elle peut se faire par les cellules étroites et cylindriques d'une muqueuse dépourvue de glandes proprement dites.

Je laisse de côté, dans ce rapide historique, un certain nombre de communications fragmentaires dispersées dans les journaux techniques de pisciculture; ces communications relatives à l'alimentation des Poissons contiennent ici et là quelques renseignements intéressants sur la digestion proprement dite, mais non des études dirigées systématiquement à ce point de vue. Je dois cependant faire une exception en faveur d'un mémoire récent de N. Zuntz (**131**) sur les *Echanges nutritifs de la Carpe*, mémoire dans lequel il tient pour acquis que cette espèce est bien complètement dépourvue de glandes peptiques. Selon les recherches de Karl Knauthe, analysées par Zuntz, toute la muqueuse intestinale, et principalement celle de la portion antérieure de l'intestin, produit un ferment tryptique énergique; il en est de même de ce qu'il nomme *l'hépato-pancréas* (foie). Muqueuse intestinale (à l'exception de celle de la bouche) et hépato-pancréas produiraient l'une et l'autre, en outre, un ferment diastatique saccharifiant l'amidon et un ferment digestif pour les graisses. L'hépato-pancréas seul aurait, de plus, la faculté de rendre la cellulose soluble et cela en présence du chloroforme ou du thymol, ce qui exclut la possibilité d'une intervention bactérienne. Quant à la bile, elle n'agirait, à elle seule, ni sur les graisses, ni sur les albuminoïdes ; mais, mêlée aux extraits de la muqueuse intestinale et de l'hépato-pancréas, elle augmenterait considérablement leur action digestive sur ces deux groupes de substances. En revanche, la bile

exercerait une action saccharifiante sur l'amidon, action qui, comme celle de la muqueuse et de l'hépato-pancréas, atteindrait son maximum à la température de 23 degrés centigrades pour décroître ensuite.

Nous n'avons sous les yeux, au moment où nous écrivons ces lignes, que le résumé d'un travail étendu, dont l'importance ressort suffisamment du peu que nous venons d'en dire.

Résumé des faits acquis sur la physiologie de l'intestin des Poissons. — Abstraction faite des résultats publiés par Decker, lesquels remettent vraiment tout en question, nous pouvons tenir, sinon pour définitivement acquis, du moins pour très probables, les faits suivants :

Il y a lieu de distinguer, parmi les Poissons, deux groupes : l'un comprenant les Cyprinoïdes et quelques autres espèces, que nous rangeons sous la dénomination générale de *Poissons sans estomac*, chez lesquels la digestion des diverses catégories d'aliments s'opère indistinctement sur à peu près toute la longueur du tractus intestinal, la muqueuse de ce dernier donnant naissance à au moins deux ferments. L'un de ces ferments, digérant la fibrine en milieu neutre ou alcalin, peut être comparé à la trypsine ; l'autre, saccharifiant l'amidon, étant certainement une diastase (Luchhau). Il n'est donc pas question, chez eux, d'une digestion peptique, et, quant au rôle de leur foie dans la digestion, il paraît jouer celui d'un hépato-pancréas, du moins, c'est l'opinion de Krukenberg, mais elle est combattue par Luchhau. Le second groupe, comprenant la majorité des Poissons pourvus d'un estomac proprement dit, se distinguerait physiologiquement des précédents en ce que les cellules de leurs glandes gastriques sécrètent un ferment analogue à la pepsine et un acide qui n'est autre que l'acide HCl. Il y a donc, chez eux, une digestion stomacale qui se rapproche beaucoup de la digestion stomacale correspondante chez les Mammifères. Le suc gastrique de ces Poissons diffère cependant de celui des Vertébrés supérieurs sur deux points : il conserve son énergie (plus ou moins atténuée) à des

températures voisines de zéro degré, et, en outre, il contient (surtout chez les Sélaciens) une dose de HCl très supérieure à ce qu'elle est chez les Mammifères.

Quant à l'action propre du mucus buccal, de la bile, du suc pancréatique (chez les Poissons pourvus d'un pancréas massif, et, à plus forte raison, chez ceux dont le pancréas est diffus), du suc intestinal et des produits de sécrétion des appendices pyloriques, ainsi que de la glande rectale (chez les Squales), les opinions émises par les divers auteurs sont trop divergentes pour que nous puissions en tirer parti avant que de nouvelles études ne les aient contrôlées.

Il en est de même des transformations subies par les albuminoïdes sous l'influence du suc gastrique. Tous les auteurs que nous avons cités se contentent d'employer le terme de *peptonisation* pour désigner la dissolution de la fibrine par ce suc. Or, nous savons que ce terme a acquis aujourd'hui un sens précis, et il reste à déterminer si oui ou non les Poissons fabriquent de véritables peptones dans leur tube digestif? Cette dernière remarque s'applique principalement à la prétendue peptonisation des albuminoïdes par les extraits de muqueuse en milieu alcalin, tel que Luchhau en a obtenu chez les Cyprinoïdes. Il y a là autant de questions qui ne peuvent être considérées comme résolues. Nous aurons donc à les examiner dans la suite avec toute l'attention qu'elles comportent. Et nous rangeons parmi ces dernières questions, trop controversées pour qu'il soit possible de se faire une opinion arrêtée à leur égard, celles qui touchent au mode de sécrétion des produits digestifs et à la régénération des différentes sortes d'épithélium.

II

TECHNIQUE.

Avant d'exposer mes recherches personnelles, je dois présenter ici quelques remarques générales sur la technique employée, car les résultats obtenus varient selon qu'on fait usage de tel procédé ou de tel autre. J'ai déjà insisté sur l'absolue nécessité d'opérer sur un

matériel vivant, les Poissons achetés sur les marchés doivent, en règle générale, être mis de côté; il en est de même de ceux conservés dans les collections. D'autre part, il est bon de noter, dans chaque cas particulier, si l'animal étudié était à jeun ou à l'état de digestion au moment où son intestin a été traité, en vue de son étude histologique.

La dissection de ce dernier doit être entourée de certaines précautions ; il faut éviter d'exercer des tractions déformatrices et éviter le contact de l'eau sur les muqueuses, ainsi que leur dessiccation. Les opérations doivent être conduites aussi rapidement que possible. Après avoir détaché l'intestin sur sa totalité, il est divisé en tronçons de 1 à 2 centimètres de longueur, chaque tronçon est fendu longitudinalement sur sa ligne dorsale, étalé sur une plaque de liège avec de fines épingles, puis fixé au fur et à mesure dans le réactif approprié. L'épithélium de la muqueuse se trouvant exposé à sécher au contact de l'air, il est indispensable que son immersion dans le réactif succède immédiatement à son étalage sur le liège. Sans doute, les mucosités adhérentes à l'épithélium gênent la pénétration du réactif; c'est pourquoi quelques opérateurs lavent à grande eau, mais l'eau elle-même altère l'épithélium; en tout cas, elle détruit les relations entre les cellules de celui-ci avec leurs produits de sécrétion. Il est donc préférable de ne pas s'en servir ou de ne l'employer que prudemment pour éloigner la grosse masse du contenu intestinal; laver la muqueuse équivaut parfois à la détruire, au moins en partie.

Quoique l'examen à l'état frais, sur des fragments dilacérés, puisse rendre des services, il faut bien reconnaître que, d'ordinaire, il est si difficile qu'il ne donne guère de résultats satisfaisants. Néanmoins, les deux procédés de la dilacération et des coupes doivent toujours marcher de pair ; seulement le premier s'applique surtout avec succès sur des muqueuses préalablement fixées, puis macérées.

Fixation. — Les auteurs ont recommandé jusqu'ici les procédés de fixation les plus divers ; en effet, une quantité de liquides peuvent

être avantageusement employés dans ce but, depuis les solutions chromiques ou picriques jusqu'à l'acide osmique et à l'alcool. Après plusieurs essais comparatifs, nous nous sommes arrêté au procédé suivant.

Nous plongeons la paroi intestinale, étalée comme il a été dit plus haut, dans une solution d'acide azotique à 4 pour 100 ou dans l'acide picro-nitrique de Meyer et nous l'y laissons séjourner trente minutes, après quoi nous lavons longtemps à l'alcool. Ce réactif pénètre admirablement et permet d'employer quel colorant que ce soit.

Nous avons fait usage aussi de l'acide osmique à 1 pour 100, appliqué à des fragments minuscules destinés à la dilacération. Toutefois, son faible pouvoir pénétrant le rend impropre à la fixation des parois destinées à être coupées. La réduction de l'osmium sur les épithéliums est telle qu'ils deviennent absolument noirs avant que le réactif ait atteint à la sous-muqueuse.

Coloration. — Les deux colorants dont nous nous sommes le plus servi sont l'hémalun et le carmin boracique, qui donnent l'un et l'autre de très bons résultats, à condition que l'on procède à des décolorations soignées après que l'objet à couper y a été coloré en bloc.

M. le docteur O. Fuhrmann, assistant à notre laboratoire, fort habile dans l'art des coupes, a appliqué aussi avec succès les susdits réactifs aux coupes elles-mêmes, et il a obtenu de fort jolis résultats de double coloration en faisant usage d'hémalun, puis d'éosine.

Macération. — Nous nous en sommes tenu à l'alcool au tiers de Ranvier, que nous recommandons tout particulièrement; l'acide acétique, souvent employé en pareille circonstance, est moins recommandable.

Coupes. — Toutes nos coupes ont été pratiquées après inclusion dans la paraffine. C'est ici le lieu de remercier M. le docteur O. Fuhrmann pour l'aide précieuse qu'il nous a prêtée dans l'élaboration de

centaines de coupes. Celles-ci ont été dirigées dans divers sens, en ayant soin surtout de les faire porter sur les points de passage d'une région intestinale à l'autre.

III

HISTOLOGIE DE LA MUQUEUSE INTESTINALE DE *SCYLLIUM CANICULA*.

Comme on a pu le constater par notre historique, l'intestin des Squales a été déjà l'objet de nombreuses recherches tant histologiques qu'anatomiques. Il se distingue de l'intestin de la plupart des autres Poissons par la brièveté de son parcours. Chez *Scyllium canicula*, que nous avons plus particulièrement étudié, il ne dépasse pas, étant complètement étendu, les neuf dixièmes de la longueur totale du corps, mesurée de l'extrémité du museau à la racine de la nageoire caudale.

L'intestin de *Scyllium* est deux fois recourbé sur lui-même ; une première anse, à convexité tournée en arrière, marque la limite entre le fond du sac stomacal et le tube pylorique, et une seconde anse, à convexité dirigée en avant, indique la limite entre ce dernier et l'intestin moyen. Ces deux courbures divisent naturellement le tube digestif en trois portions, dont les deux premières correspondent à l'intestin antérieur et la dernière à l'intestin moyen et à l'intestin terminal. On voit aussi, dès l'abord, que l'intestin du *Scyllium* se distingue par la prédominance de l'intestin antérieur sur les deux autres portions.

Au point de vue histologique, chacune de ces portions se divise à son tour en plusieurs régions : buccale, pharyngienne, œsophagienne, stomacale, pylorique, valvulaire, rectale et cloacale. Laissant de côté les particularités relatives à la musculature, à la vascularisation, à l'innervation de ces diverses régions, nous porterons ici spécialement notre attention sur la structure de leur muqueuse, dont la nature de l'épithélium et les formations glandulaires intéressent surtout le physiologiste.

Muqueuse buccale. — Elle tapisse la vaste cavité de ce nom. Son aspect extérieur est lisse et blanchâtre. Elle est couverte parfois de légères papilles à peine visibles sous la loupe et elle est humectée de mucus plus ou moins épais et gluant auquel restent attachés des débris étrangers. Elle adhère assez fortement à la voûte palatine, le seul point où nous l'ayons étudiée sur des lambeaux détachés au moyen du scalpel. La dilacération de fragments macérés dans le sérum iodé et l'alcool au tiers fournit des cellules ovoïdes ou irrégulièrement polygonales, le plus souvent détériorées et mêlées à des fibres conjonctives, à des globules sanguins, etc. Seules les coupes permettent de se rendre compte de la disposition de ces éléments groupés en deux couches principales (fig. 1) : la couche épithéliale et la couche conjonctive. Cette dernière est essentiellement formée de faisceaux de fibres conjonctives mélangés de fibres élastiques et, dans les assises les plus profondes, de quelques fibres musculaires. La surface de cette couche est plus dense que sa partie profonde ; elle se relève pour former de nombreuses papilles (*p*) visibles sur les coupes longitudinales comme sur les transversales, ce qui prouve qu'elles ont une forme circulaire et dessinent à la superficie de cette couche des sortes de cupules remplies par des cellules épithéliales. La hauteur de ces papilles varie de $0^{mm},120$ à $0^{mm},200$; l'épaisseur totale de la muqueuse étant de $0^{mm},8$ à $0^{mm},9$.

L'épithélium appartient au type pavimenteux stratifié ; il comprend plusieurs assises de cellules de formes et de dimensions diverses. L'assise la plus profonde, contiguë à la couche conjonctive dont elle suit les sinuosités, est composée de cellules cylindriques régulièrement disposées sur le fond des papilles et plus ou moins couchées et déformées sur leurs parois latérales. Ces cellules paraissent être dépourvues de membrane; leur protoplasma est finement granuleux ; elles contiennent un grand noyau ovoïde et vésiculé qui se colore vivement dans l'hémalun et dans les solutions carminées. Sur cette assise reposent de nombreux noyaux irrégulièrement disposés, accumulés par place et qui passent peu à peu dans les espaces ménagés

entre les cellules sus-jacentes. Ces noyaux sont entourés de quantités variables mais toujours faibles de protoplasma à contours irréguliers, de sorte que leur ensemble rappelle ici et là des éléments amœbiformes. Sont-ils dérivés de cellules cylindriques ? Leurs dimensions et leurs formes différentes de celles des noyaux de ces dernières empêchent de l'admettre, et nous n'avons aucune autre preuve en faveur de cette conjecture, attendu que l'assise des cellules cylindriques est continue et nous n'y avons pas rencontré de cellules en voie de dégénérescence ni de division.

Au-dessus de ces assises de cellules cylindriques et de noyaux épars se trouvent plusieurs assises de grandes cellules muqueuses (fig. 1, *cm*, et 2, *cm*) qui, fonctionnellement, jouent sans doute le rôle principal de l'épithélium. Ce sont des cellules ovales pressées les unes contre les autres, entourées chacune d'une enveloppe continue, le *thèque*, qui se colore au carmin, tandis que la plus grande partie du contenu de ces cellules demeure incolore et transparent. Il y a, en effet, à distinguer à l'intérieur de ces cellules, une substance muqueuse plus ou moins abondante et colorable seulement par les anilines et une substance protoplasmique refoulée contre le thèque et extrêmement raréfiée ; ce protoplasma résiduel est amassé autour du noyau (*n*), lequel est lui-même petit, allongé et appliqué contre la paroi cellulaire. En fait, ce tissu ressemble à une moelle végétale ; chaque cellule mesurant en moyenne $0^{mm},032$ de long sur $0^{mm},016$ de large, est réduite pour ainsi dire à une capsule de mucus, lequel ne peut sortir que par rupture du thèque. Je n'ai jamais vu qu'elles soient munies de pores ou de stomates comme Bornand (7) prétend en avoir constaté dans certaines cellules de la muqueuse buccale des Poissons.

Les cellules muqueuses que nous figurons ici se déchirent lorsqu'elles arrivent à la surface de l'épithélium et leur contenu se répand en une masse mucilagineuse dans laquelle flottent les débris du thèque et des noyaux. Coagulé par les réactifs, ce mucilage s'aperçoit ici et là sur les coupes sous forme d'une lame homogène dans

laquelle sont enrobés des noyaux. Entre les cellules muqueuses sont ménagés des espaces dans lesquels circule un liquide lymphoïde charriant lui-même des éléments nucléaires.

Enfin la superficie de l'épithélium est couverte de cellules plates et ovales, sur une ou deux couches, formant une fine membrane qui se détache par places et paraît subir une sorte de mue (fig. 1, *es*). Le protoplasma de ces cellules est très transparent et leur noyau se colore très intensivement. Ces cellules paraissent être reproduites par la couche sous-jacente, cependant nos coupes sont insuffisantes pour nous renseigner sur leur origine.

Quant à des glandes différenciées, nous n'en avons pas rencontré dans la muqueuse buccale, cependant nous pouvons considérer chaque cellule muqueuse comme une glande monocellulaire.

Muqueuse œsophagienne. — L'œsophage diffère macroscopiquement de la muqueuse buccale par les plis longitudinaux qui sillonnent sa muqueuse, ces plis sont très fins à leur origine, mais ils s'épaississent bientôt et atteignent leur maximum d'élévation vers le cardia. Leur nombre varie selon l'âge de l'individu considéré, ils se rencontrent parfois sous un angle aigu et alors s'anastomosent, quelques-uns franchissent la frontière, d'ailleurs peu marquée, entre l'œsophage et l'estomac, et peuvent être suivis jusqu'au milieu de la portion dilatée de cet organe. Je n'ai pas rencontré dans l'œsophage de *Scyllium* les papilles propres à d'autres genres de Squales ni aucune formation dentaire. La contraction des muscles de la sous-muqueuse a pour effet d'augmenter la saillie des plis; aussi est-il nécessaire, avant de plonger dans le réactif durcissant des fragments de la paroi œsophagienne, de fixer ceux-ci sur un morceau de liège.

La face interne de l'œsophage contraste par sa blancheur avec celle de l'estomac qui est toujours un peu rougeâtre, particulièrement quand l'estomac est plein d'aliments; elle est recouverte de mucus.

La musculature consiste en une couche externe de muscles longitudinaux à fibres lisses et une couche interne beaucoup plus épaisse

que la précédente de muscles circulaires à fibres striées. Ces couches entourent la muqueuse proprement dite, elle-même constituée de deux couches : l'une conjonctive et l'autre épithéliale. Cette dernière est assurément la plus importante au point de vue où nous nous plaçons, aussi entrerons-nous dans quelques détails à son propos.

Dans toute la portion initiale de l'œsophage, là où les plis longitudinaux ne sont encore qu'à peine indiqués, l'épithélium conserve l'aspect qu'il présente sur le plafond buccal, mais il est peu à peu remplacé par un épithélium cylindrique dont les cellules ciliées sont mêlées à de nombreuses cellules caliciformes. Notre figure 3 représente une crypte de la portion postérieure de l'œsophage au voisinage de l'estomac et vue sur une coupe transversale ; nous n'avons dessiné que l'épithélium pour montrer comment, dans cette région, les cellules ciliées sont régulièrement alternantes avec les cellules caliciformes. Les premières (fig. 3, *e*) appartiennent toutes au type des cellules cylindriques, mais leurs dimensions varient dans les proportions de 1 à 2 ou 3. Leur longueur moyenne dans la crypte figurée, laquelle mesurait elle-même une profondeur de $0^{mm},270$ était $0^{mm},054$ et leur largeur à leur extrémité supérieure était de $0^{mm},072$, mais ces cellules considérées plus en avant dans la portion moyenne de l'œsophage (fig. 5) sont plus larges et de moitié ou des trois quarts plus courtes. Le corps des premières est grêle dans son milieu, quelquefois même si étranglé, que le noyau fait saillie (fig. 4). Leur extrémité inférieure est étroite et mousse; leur extrémité supérieure est plate et couverte de cils. Leur protoplasma est transparent; toutefois on y aperçoit, sous de forts grossissements, des granulations assez espacées. Quant au noyau, il est ovoïde et situé toujours à peu près au même niveau, au tiers inférieur de la cellule.

Entre les éléments que nous venons de décrire se trouvent les cellules caliciformes (fig. 3, *c*) ; nous n'avons pas réussi à les isoler et nous nous bornerons à indiquer ici l'aspect qu'elles présentent sur les coupes. Comme le montre la figure 3, empruntée à une

coupe passant au fond de l'œsophage, ces cellules sont intercalées, de sorte qu'entre deux cellules cylindriques se trouve une cellule caliciforme, et ainsi de suite, en alternant régulièrement. Ce n'est point le cas toujours; dans d'autres coupes, on rencontre plusieurs cellules cylindriques appliquées les unes contre les autres, puis une cellule caliciforme plus ou moins distante de ses voisines. En revanche, nous n'avons pas constaté de groupements de cellules caliciformes ; elles sont isolées entre les précédentes. A leur base, leur protoplasma paraît se confondre avec celui des cellules cylindriques voisines, et c'est là, près de leur extrémité inférieure, que se trouve leur noyau, non plus ovoïde, comme celui de ces dernières, mais arrondi. Leur protoplasma est refoulé autour du noyau (fig. 5, *n*), tandis que la partie supérieure du corps cellulaire est occupée par une masse plus ou moins grande, mais toujours relativement considérable de mucus. Ces cellules, très renflées au milieu, déversent leur mucus dans la cavité de la crypte par un orifice béant.

Muqueuse stomacale. — Elle se distingue, à l'œil nu, de la précédente par sa couleur jaune ou rougeâtre, selon qu'on la considère sur un estomac vide ou rempli d'aliments et en pleine activité, puis surtout par son système de plis. Ceux-ci sont en partie la continuation des plis longitudinaux de l'œsophage; toutefois, ils en sont toujours distincts à l'origine du sac stomacal par leur plus grande largeur et la plus forte saillie qu'ils font dans la cavité de l'organe. Du reste, la limite entre l'œsophage et l'estomac est marquée par de légers replis transversaux dont le bord libre est renversé en arrière et qui constituent là une sorte de cardia valvulaire. A partir de ces replis et jusque près du milieu du sac stomacal, les plis longitudinaux dominent. Au delà, ils sont reliés les uns aux autres par des plis transversaux ou obliques, qui dessinent avec les précédents, à la surface de la muqueuse, un réseau alvéolaire dont la présence est constante, mais dont l'aspect varie naturellement selon le degré de contraction de la muqueuse. Cette disposition réticulée

des plis se retrouve plus loin, au delà du sac stomacal, dans le détroit pylorique; mais ici la muqueuse s'est beaucoup amincie et les plis plus étroits sont beaucoup moins saillants. Le tube pylorique est bien justement considéré, malgré son moindre diamètre, comme la suite de l'estomac après que la portion sacciforme de cet organe s'est courbée sur elle-même ; il se termine par une valvule pylorique à laquelle aboutissent les quelques plis longitudinaux par lesquels s'achève le système de plissage stomacal.

Toute la muqueuse de cette portion de l'intestin courbée sur elle-même qui comprend le sac stomacal à parois épaisses et à plis très saillants et le tube pylorique dont les parois sont plus minces et les plis moins prononcés, ou, en d'autres termes, la muqueuse de la portion de l'intestin qui s'étend du cardia au pylore, diffère histologiquement de celle de l'œsophage par l'absence de cils vibratiles, de cellules caliciformes, et par la présence, au moins sur une partie de son étendue, de véritables glandes peptiques.

Les coupes longitudinales qui comprennent à la fois la fin de l'œsophage et le commencement de l'estomac indiquent la brusque transition de l'une à l'autre de ces structures histologiques. Nous y voyons l'épithélium cylindrique cilié de l'œsophage tapisser encore les deux côtés des replis transversaux constituant la valvule du cardia, puis il cède subitement la place à l'épithélium non cilié de l'estomac, lequel, dès le début, s'infléchit autour des tubules des glandes peptiques dont le corps est constitué par les cellules peptiques proprement dites.

Nous avons donc ici à distinguer l'épithélium superficiel et l'épithélium glandulaire. Le premier (fig. 6, *ep*, et fig. 7) est composé d'une seule couche de cellules prismatiques ou plus exactement pyramidales, dont la base, tournée du côté de la cavité de l'estomac, mesure $0^{mm},0072$ de diamètre en moyenne et dont le sommet, pointu ou émoussé, s'enfonce dans le tissu conjonctif de la muqueuse. Ces cellules considérées isolées sont rarement droites, mais, courbées sur elles-mêmes, elles présentent une forme plus ou moins tor-

tueuse (fig. 7). Leur hauteur moyenne mesure $0^{mm},054$; elle se ressemblent toutes les unes les autres, elles sont contiguës et se présentent sur les coupes en une rangée régulière.

Leur noyau est ovale, situé plus près du sommet que de leur base, il renferme des corpuscules nucléolaires sous forme de grosses granulations. Quant à leur corps protoplasmique, il présente dans la règle cette particularité qu'on peut lui distinguer deux portions : l'une, qui entoure le noyau et s'étend du sommet de la cellule jusqu'aux trois quarts ou aux quatre-cinquièmes de sa longueur, est composée d'un protoplasma finement granulé ; l'autre, avoisinant la base de la cellule et occupant toujours sa portion tournée du côté de la cavité stomacale, sur une étendue plus ou moins grande, est composée d'une substance réfringente et absolument transparente. Ces deux portions remarquablement différentes correspondent à ce qu'Oppel nomme *portion protoplasmique* et *portion supérieure* (voir le résumé que nous avons donné au commencement de ce mémoire), admettant que cette dernière est constituée par une substance comparable à du mucus.

L'épithélium superficiel recouvre toutes les sinuosités de la muqueuse; ses cellules présentent quelques diversités de forme selon qu'on les considère au sommet d'un pli ou au fond de celui-ci ; toutefois, nous le répétons, il est caractérisé par sa grande uniformité. Vu de champ, il offre l'aspect d'une mosaïque. Au niveau des tubes glandulaires, il s'infléchit contre leur paroi et tapisse la portion terminale de ces tubes, alors que leur portion profonde est tapissée par les cellules peptiques.

Il s'agit effectivement ici de véritables glandes à pepsine, ainsi que le prouvent les expériences physiologiques. Ces glandes commencent immédiatement en arrière du cardia et occupent, dans l'épaisseur de la muqueuse, une fraction plus ou moins importante de celle-ci, selon la région du sac stomacal que l'on considère. Vers le milieu de ce dernier, elles atteignent leur maximum d'ampleur, tandis qu'elles sont moins développées dans ses portions cardiaque et py-

lorique. Des coupes exactement perpendiculaires à la paroi de l'organe permettent de les mesurer ; leur différence de taille devient alors évidente, mais, dans les plus courtes comme dans les plus longues, les cellules glandulaires ont le même diamètre de $0^{mm},025$ en moyenne.

Chaque glande est un tube cylindrique (fig. 6) percé dans son axe d'un canal fort étroit dans sa partie supérieure *c*, mais qui tend à s'élargir vers le bas et se renfle fréquemment à son extrémité inférieure *c'*.

Le nombre de ces tubes est immense ; ils demeurent simples sur toute leur étendue et ils ne diffèrent les uns des autres que par leur longueur, leur diamètre étant très peu variable. Au commencement et à la fin du sac stomacal, ils sont plus courts que vers le milieu, où ils atteignent en moyenne $0^{mm},5$ de long. Ils sont tous étroitement appliqués les uns contre les autres, séparés seulement par une fine lamelle conjonctive qui limite leur contour et le long de laquelle se rencontrent quelques noyaux *n'*.

Nous considérons dans chaque glande (fig. 6) le col *c* et le corps *gl*; le premier étant assimilable à une crypte tapissée par l'épithélium superficiel dont, peu à peu, les cellules se raccourcissent et s'élargissent, passant de la sorte de cellules pyramidales à l'état de courtes cellules prismatiques reconnues par nombre d'auteurs sous le nom de *cellules du col* (fig. 6, *cc*). Ces cellules épithéliales modifiées se distinguent des autres de la superficie par l'absence de portion muqueuse et par un gros noyau arrondi; elles diffèrent des cellules peptiques par des contours plus nets, un volume moindre et l'absence de grosses granulations dans leur protoplasma.

Le corps de la glande est occupé par une seule espèce de grandes cellules peptiques (fig. 6, *cp*) sans membrane d'enveloppe, de forme irrégulièrement polygonale, à protoplasma fortement granuleux et renfermant un et souvent deux noyaux (*n*, *n*). Ces cellules sont serrées les unes contre les autres, au point qu'à certains endroits il est difficile de reconnaître une ligne de démarcation entre elles. Celles

qui possèdent deux noyaux sont fréquemment un peu plus grandes que celles qui n'en possèdent qu'un ; cependant il peut arriver d'en rencontrer, parmi ces dernières, de taille équivalente ou même plus considérable et de trouver, côte à côte, deux cellules, dont l'une à double noyau est plus petite que l'autre à un seul noyau. Les cellules peptiques sont arrangées de telle sorte, autour du tube de la glande, qu'elles ménagent, dans l'axe de ce tube, un espace (fig. 8, *c*) plein de leur produit de sécrétion, lequel est un liquide visqueux contenant des granulations semblables à celles du protoplasma cellulaire, et qui, comme ces dernières, se colorent vivement par l'action de l'éosine. La cavité axiale du tube glandulaire est très variable selon le niveau auquel on la considère ; elle paraît manquer parfois, mais ce n'est là qu'une illusion résultant de ce qu'elle est remplie du produit de sécrétion, qui, par sa ressemblance avec le protoplasma cellulaire, se confond avec lui. Dans la règle, elle est très étroite, au moins dans la partie moyenne et supérieure du corps de la glande ; aussi ne la voit-on qu'exceptionnellement sur les coupes longitudinales de celui-ci. Nous avons déjà dit qu'en revanche elle s'élargit au fond du tube (fig. 6, *c'*), où elle atteint parfois un fort diamètre et constitue une sorte de sac vésiculiforme dans lequel s'accumule une dose notable du suc sécrété et qui se vide, sans doute, par le jeu des muscles de la sous-muqueuse. Nous avons représenté, figure 9, une portion de coupe transversale passant près de l'extrémité inférieure d'un tube glandulaire remarquable par l'ampleur de son excavation.

Si, du sac stomacal (*Fundusdrüsenregion* d'Oppel), nous passons au tube pylorique (*Pylorusdrüsenregion*), qui en est la suite considérablement rétrécie, nous retrouvons le même épithélium superficiel, les mêmes cryptes tapissées de ces cellules et ressemblant quelquefois, sur les coupes, au col d'une glande ; mais le corps de la glande fait toujours défaut. La muqueuse du tube pylorique est dépourvue de glandes peptiques. Peut-être celles-ci sont-elles remplacées par de courtes glandes muqueuses, du moins c'est ce

qu'admet Oppel dans la brève description qu'il a donnée (**69**) de la muqueuse pylorique chez *Alopecias vulpes;* toutefois, nous devons avouer ne pas être parvenu à nous faire une opinion sur l'existence de pareilles glandes chez *Scyllium.* Ici et là, nos coupes présentent bien une ressemblance avec la figure publiée par l'érudit histologiste de Fribourg-en-Brisgau (**69**, I, fig. 56); mais il pourrait se faire que les prétendues cellules glandulaires qui occupent le fond des cryptes de cette portion de l'intestin (fig. 10, *c*) ne fussent que des cellules de l'épithélium superficiel coupées transversalement au niveau de leurs noyaux. Ces derniers présentent, en effet, absolument le même aspect dans les deux cas; ils sont caractérisés les uns et les autres par un nucléole qui se colore très vivement dans les teintures, en particulier dans l'hémalun. Nous ne possédons aucune coupe sur laquelle on puisse saisir le point où cesse l'épithélium pour céder la place aux prétendues cellules glandulaires, et lorsqu'on dilacère la muqueuse fraîche du tube pylorique on ne rencontre, dans le produit de la dilacération, que des cellules épithéliales plus ou moins déformées. Nous inclinons donc à n'admettre dans la muqueuse pylorique que des cryptes et aucune glande proprement dite, attribuant le mucus de cette portion de l'estomac à l'activité de l'épithélium lui-même.

Nous ne connaissons aucun fait, dans la littérature, pas plus que dans nos observations, qui puisse servir de base à une opinion définitive sur la fonction de l'épithélium stomacal. Est-il simplement protecteur? Sert-il à la résorption? Sécrète-t-il? On lui a, tour à tour, attribué ces diverses fonctions, sans démontrer d'une façon satisfaisante quelle est celle qui lui est propre. En tout cas, cette fonction doit être essentiellement la même dans le sac stomacal et dans le tube pylorique ; les cellules épithéliales étant de même structure sinon de mêmes dimensions dans ces deux portions de l'estomac ; elles sont, en général, plus longues dans la seconde que dans la première.

Muqueuse intestinale. — A l'extrémité du tube pylorique, la mu-

queuse est soulevée par un notable épaississement de la musculature constituant la valvule du pylore, et elle montre un grand nombre de petits plis transversaux sur lesquels l'épithélium conserve la disposition que nous venons de décrire. Mais immédiatement en arrière de la valvule pylorique, cette disposition est fort différente. Macroscopiquement, la muqueuse paraît uniformément veloutée; cet aspect est dû à ce qu'elle porte de nombreuses villosités, qui se montrent sur les coupes sous la forme de fines lamelles faisant saillie dans la lumière de l'intestin. Ces villosités couvrent non seulement la portion initiale de l'intestin moyen, mais encore toute la portion où se développe la valvule spirale, laquelle, on le sait, n'est qu'un puissant repli de la muqueuse intestinale. L'épithélium qui recouvre les villosités présente fondamentalement la même constitution depuis l'origine de l'intestin moyen jusqu'au cloaque; sans doute, il n'a pas partout la même hauteur, l'abondance de ses cellules caliciformes varie d'un endroit à l'autre; mais qu'on le considère au voisinage du cloaque ou près du pylore, il est toujours composé de deux sortes de cellules : des cellules cylindriques et des cellules caliciformes.

Les premières (fig. 11, *cc*) sont remarquables par leur hauteur et leur étroitesse; elles sont serrées les unes contre les autres; leur protoplasma est granuleux; leur noyau ovale allongé est profondément situé. Elles portent, à leur extrémité superficielle, un plateau non strié. Nous ne leur avons pas constaté de cils vibratiles; mais, la plupart du temps, leur plateau est recouvert de quelques grumeaux de mucus provenant des cellules caliciformes voisines et qui donnent parfois l'illusion de petits paquets de cils accolés les uns aux autres.

Quant aux cellules caliciformes (fig. 11, *ca*), elles sont placées entre les précédentes, dont elles diffèrent surtout par la nature de leur contenu et la présence d'une ouverture à la place du plateau. Elles ont la même longueur que les cellules cylindriques et le même diamètre à leur base, mais leur partie supérieure est, plus ou

moins, renflée et remplie d'un mucus transparent. La quantité de ce mucus varie de l'une à l'autre ; tantôt ce n'est qu'une gouttelette faisant saillie sur le bord supérieur de la cellule, tantôt c'est une masse qui remplit le corps cellulaire jusqu'au noyau et se déverse au dehors par l'orifice de la cellule jusque sur le plateau des cellules cylindriques voisines. Le nombre des cellules caliciformes varie d'une villosité à l'autre, sans qu'on puisse établir de règle à cet égard. Chez certains individus, on en compte davantage sur les villosités de la valvule spirale que sur celles des portions de l'intestin situées en avant ou en arrière de la valvule ; mais, chez d'autres, c'est l'inverse. Il est probable que leur abondance dépend du degré d'activité fonctionnelle où se trouvait la portion considérée au moment de sa fixation, mais il est très difficile de donner la démonstration d'une telle conjecture. Le noyau des cellules caliciformes a la même forme et les mêmes dimensions que celui des cellules cylindriques, et il est, en général, situé au même niveau (fig. 12, *n*).

Ces deux sortes de cellules se retrouvent avec la même ordonnance dans l'épithélium recouvrant la muqueuse de la portion de l'intestin qui fait suite à celle occupée par la valvule spirale et que l'on désigne ordinairement sous le nom de *rectum*. Elles cessent brusquement, au contraire, à partir du point où la glande anale est reliée à l'intestin terminal. Il n'y a d'autre signe extérieur de démarcation, entre le rectum proprement dit et le cloaque qui lui fait suite, qu'une sensible diminution du diamètre du canal; mais, histologiquement, le cloaque est très différent du rectum en ce sens que sa muqueuse est recouverte jusqu'à l'anus d'un épithélium pavimenteux stratifié tout semblable à celui que nous avons décrit à propos de la muqueuse buccale, en sorte qu'à ce point de vue les deux extrémités du canal alimentaire présentent la même structure.

IV

PHYSIOLOGIE DE LA MUQUEUSE DE L'INTESTIN ANTÉRIEUR CHEZ *SCYLLIUM CANICULA*.

Les expériences suivantes ont été faites à Roscoff, non seulement chez *Scyllium*, mais encore chez d'autres Squales, tels que *Acanthias vulgaris*, *Lamna cornubica*, *Galeus canis* et *Carcharias glaucus*, qui ont le même genre d'alimentation, s'attaquant à des proies vivantes et surtout à des Céphalopodes, à des Crustacés et à de petits Poissons, comme l'*Ammodytes tobianus*, dont on rencontre des restes plus ou moins bien conservés dans l'intestin. Elles ont consisté, dans l'examen du contenu intestinal, dans l'application des sucs renfermés dans l'estomac à des essais de digestion artificielle, puis dans la préparation d'extraits des diverses portions de la muqueuse intestinale, extraits servant à leur tour à des essais de digestion *in vitro*.

A. *Muqueuse buccale.* — Le *Scyllium* avalant la proie sans la mâcher, celle-ci ne fait que traverser la cavité buccale et l'œsophage pour pénétrer dans le sac stomacal, il semble donc peu probable *a priori* que la muqueuse de ces régions de l'intestin antérieur exerce une action digestive, et cette probabilité est augmentée encore par l'absence de glandes proprement dites. Néanmoins, étant donné la présence de cellules muqueuses et caliciformes dans leur épithélium, il y avait intérêt à examiner leurs réactions et à essayer l'influence que pourraient exercer les extraits fournis par leur macération sur diverses substances.

Expérience I. — Quatre individus de *Scyllium* pesant chacun environ 800 grammes sont examinés au sortir de l'eau et bougeant encore. Le plafond de leur cavité buccale est couvert d'une mucosité visqueuse, légèrement jaunâtre, attachée à la muqueuse ; celle-ci est parfaitement blanche. Réaction neutre. Le tout est raclé et la masse mucilagineuse ainsi obtenue, dans laquelle nagent de nombreuses cellules muqueuses semblables à celles de la planche IX (fig. 2),

est diluée dans 100 centimètres cubes d'eau distillée. La dilution est neutre, filante, opalescente. Il en est fait trois parts égales. La part *a* est additionnée d'acide acétique, il se forme un précipité blanchâtre qui ne se dissout pas dans un excès d'acide, tandis qu'il se dissout dans l'acide HCl, réaction de la mucine. La part *b* est portée à l'ébullition, elle ne précipite pas ; traitée par un excès de sulfate de magnésie à chaud, elle laisse au contraire tomber un léger précipité grisâtre décelant également la présence de la mucine. La part *c* est mêlée à l'empois d'amidon frais, puis, trois heures plus tard, essayée à la liqueur de Fehling, celle-ci ne décèle aucune trace de sucre. (Des essais parallèles faits avec le produit du raclage de la muqueuse buccale d'*Acanthias vulgaris* ont fourni exactement les mêmes résultats.)

Si l'on ajoute à cela que les dilutions des mucosités en question donnent la réaction du biuret et sont précipitées par l'alcool fort, il me paraît permis d'en conclure que la *muqueuse buccale du* Scyllium *sécrète une mucine semblable à celle de la salive de l'homme, mais qui en diffère par l'absence de diastase.* Les réactions que nous venons d'y constater sont, en effet, précisément celles de la mucine.

Expérience II. — Des extraits aqueux de la muqueuse buccale parfaitement neutres, préparés comme ci-dessus, agités avec l'huile d'olive, ne l'émulsionnent pas. Au bout de quelques minutes, si prolongée qu'ait été l'agitation, l'huile se ramasse à la surface de la dilution. *Ils ne renferment donc aucun agent émulsionnant les graisses.*

Expérience III. — Des extraits aqueux identiques aux précédents et acidifiés de 5 pour 1000 de HCl, précipitent leur mucine (laquelle se redissout dans un excès d'acide, voir expérience I), et à cette dose, celle-ci reste précipitée. La liqueur filtrée (elle filtre très difficilement) reçoit quelques flocons de fibrine de sang de Porc, suspendus à un fil de verre. Douze heures plus tard, les flocons gonflés sont encore en place. Aucune dissolution n'est manifeste, ce qui permet de conclure à *l'absence de pepsine ou de ferment analogue dans les produits de sécrétion de l'épithélium buccal.*

Muqueuse œsophagienne. — La réaction de l'œsophage est presque toujours franchement acide lorsque l'animal examiné est en pleine digestion, mais étant donné le fait que cette portion de l'intestin est largement ouverte sur l'estomac, il est infiniment probable que les liquides de celui-ci refluent sur sa muqueuse et sont la cause de son acidité. En effet, lorsque le poisson a jeûné pendant quelques jours et que son estomac est vide, la réaction de la muqueuse œsophagienne est neutre. D'ailleurs, je me suis convaincu de l'absence d'acidité dans l'épithélium œsophagien par des examens microchimiques pratiqués sur des coupes fraîches ou sur des cellules dilacérées provenant de l'œsophage préalablement lavé d'individus qui venaient d'être tués. Il est à remarquer à ce propos qu'il est nécessaire de prendre certaines précautions au moment de l'ouverture de l'animal, afin d'éviter le reflux du contenu de l'estomac vers l'œsophage, lequel se produit presque toujours lorsque le sujet est couché horizontalement. Nous avons eu soin de n'examiner l'œsophage que sur des individus suspendus par le museau et dont nous fendions la paroi du corps, puis l'intestin, alors qu'ils occupaient une situation verticale. Quand, étant ainsi placé, l'œsophage présente de l'acidité, c'est que, malgré cette précaution et pendant les contorsions qui précèdent la mort, une certaine quantité de suc gastrique avait été rejetée de l'estomac. On s'explique ainsi le fait que certains auteurs aient cru constater une aptitude de la muqueuse œsophagienne à digérer la fibrine. En réalité il n'en est jamais ainsi dans le cas où l'œsophage a été entièrement débarrassé, par lavage, du suc gastrique qui baignait ses parois.

Expérience IV. — La paroi œsophagienne de deux grands *Scyllium*, ouverts en pleine digestion avec les précautions indiquées ci-dessus, est détachée des portions voisines, étalée et raclée avec une lame mousse, de manière à en séparer la muqueuse. On obtient ainsi 22 grammes d'une masse mucilagineuse tenant en suspension des tissus déchirés, notamment de nombreuses cellules ciliées et caliciformes (voir fig. 3). Cette masse est divisée en deux portions égales

dont l'une est infusée dans de l'eau alcalinisée avec du carbonate de soude et l'autre dans de l'eau acidifiée de 5 pour 1000 de HCl. On ajoute à chaque infusion un peu de thymol afin d'empêcher le développement de microbes et l'on agite fréquemment. Au bout de six heures, à la température ordinaire (18 degrés), les infusions sont filtrées et l'on suspend dans les liqueurs filtrées quelques flocons de fibrine de sang de Porc. Douze heures plus tard, la fibrine n'est pas peptonisée, ce qui prouve que *la muqueuse œsophagienne ne produit ni trypsine, ni pepsine.*

Cette expérience conduit parfois à un résultat positif en milieu acide, c'est-à-dire que l'infusion de la muqueuse fournit un liquide digérant très rapidement (en quelques minutes) de gros flocons de fibrine en présence de HCl, mais dans ce cas le résultat est dû à ce que des parcelles de la muqueuse stomacale s'étaient mêlées accidentellement au produit du raclage de la paroi œsophagienne, ou bien que cette dernière, mouillée de suc gastrique, n'avait pas été suffisamment lavée. Nous verrons plus bas que le ferment de l'estomac est extrêmement énergique, il en suffit de quantités infinitésimales pour dissoudre de la fibrine à la dose toujours très faible à laquelle nous l'employions dans ces expériences, dose qui ne dépassait pas 1 gramme de substance humide. Or, étant donné la grande quantité de liquide qui remplit l'estomac pendant la digestion, il en passe facilement dans l'œsophage, c'est pourquoi nous avons insisté sur les précautions à prendre pour éviter cette cause d'erreur.

L'expérience que nous venons de relater a été répétée dans les mêmes conditions avec la muqueuse œsophagienne d'*Acanthias vulgaris*; pas plus que celle de *Scyllium*, elle n'a fourni de ferment digestif pour la fibrine.

Expérience V. — La muqueuse de l'œsophage de *Scyllium* préparée comme ci-dessus est mise en infusion dans de l'eau distillée (15 grammes de pulpe dans 30 centimètres cubes d'eau à la température ordinaire). On agite fréquemment, puis, au bout d'une heure, on filtre. Le liquide filtré est neutre ; mêlé à de l'empois d'amidon frais,

il ne provoque pas de saccharification ; en effet, essayé trois heures plus tard à la liqueur de Fehling, celle-ci n'est pas réduite.

La même expérience est répétée, avec cette différence que le mélange du liquide filtré avec l'empois est maintenu pendant quelques minutes à la température de 37 degrés. Malgré cela, il n'y a pas saccharification et nous en conclurions que pas plus que la muqueuse buccale, la muqueuse œsophagienne ne produit de diastase, si, au cours de nos recherches, il ne nous était arrivé deux résultats contraires, sans que nous ayons réussi à reconnaître dans le mode d'opérer une cause d'erreur quelconque. Il s'agit de muqueuse œsophagienne enlevée comme ci-dessus à un *Scyllium* en pleine digestion : l'œsophage avait été lavé avec soin, le poisson était pour ainsi dire vivant encore. Or, à l'inverse de ce que nous venons de mentionner, l'infusion de cette muqueuse saccharifia assez d'empois pour réduire nettement la liqueur de Fehling. Le même fait se reproduisit une seconde fois avec une infusion de la muqueuse œsophagienne d'*Acanthias vulgaris*, quoique, dans la règle, l'infusion de l'œsophage de cette espèce ne montre aucune trace de diastase.

Notre attention étant alors surtout portée sur l'examen des réactions du contenu stomacal de ces Poissons, nous n'avons pas poussé l'investigation plus loin ; il y a là un point qui reste par conséquent douteux. Toutefois, il nous paraît juste de constater que l'expérience V a été répétée cinq fois chez *Scyllium*, trois fois chez *Acanthias*, une fois chez *Lamna cornubica*, une fois chez *Galeus canis*, soit en tout dix fois. Sur ce total, nous n'avons constaté la réduction de la liqueur de Fehling que deux fois, en sorte que tout en faisant des réserves pour ces deux cas exceptionnels, nous admettons que, dans la règle, *les éléments épithéliaux de l'œsophage ne produisent pas de diastase saccharifiante.*

Expérience VI. — Néanmoins, la paroi œsophagienne est le siège d'une production constante de mucus provenant sans doute des nombreuses cellules caliciformes qui y sont contenues. Aussi avons-nous, sur les quatre individus de *Scyllium* dont il est question à l'expérience I, enlevé la muqueuse œsophagienne en même temps

que la muqueuse buccale, et nous l'avons soumise à la même recherche de la mucine. L'acide acétique précipite, de la dilution de cette muqueuse, une substance jaunâtre floconneuse, ressemblant en somme à la mucine contenue dans la dilution de la muqueuse buccale, mais elle en diffère en ce qu'elle n'est point, comme cette dernière, précipitée par le sulfate de magnésie. Il s'agit là peut-être d'une variété de mucine ou d'une substance voisine dont l'étude chimique mériterait d'être reprise. Je n'ai pas multiplié les expériences à son sujet, mais il me semble que le caractère que je viens d'indiquer suffit pour ne pas assimiler entièrement le mucus œsophagien à celui de la bouche.

Je n'ai pas étudié l'action de l'infusion de la muqueuse œsophagienne sur l'huile d'olive.

Muqueuse du sac stomacal. — Le matériel considérable dont nous disposions à Roscoff m'a permis de multiplier les expériences de manière à les contrôler les unes par les autres. Chacune de celles dont je vais donner le résumé a été répétée au moins trois fois (à l'exception de celle relative à l'action du suc gastrique sur l'empois d'amidon dont le résultat négatif est conforme à tout ce que nous savons du suc gastrique des autres animaux et à ce qu'a déjà constaté M. Richet (**119**) sur le *Scyllium* lui-même).

Nous avons examiné successivement l'état du contenu stomacal, puis l'action des liquides de ce contenu préalablement filtré, enfin, l'action de l'infusion de la muqueuse stomacale dans l'eau et dans la glycérine. On sait combien cette dernière substance est propre à l'extraction de la pepsine ; nous l'avons employée comme on le fait pour extraire la pepsine de l'estomac du Chien.

Contenu de l'estomac. — Quarante-sept Squales appartenant à cinq genres énumérés plus haut, et, parmi eux, trente-six *Scyllium*, ont été ouverts pendant l'été 1895, soit immédiatement après leur capture, soit, au maximum, dix heures plus tard. Or, il ne s'en est pas rencontré un seul dont l'estomac fût vide. Dans la règle, au contraire, leur sac stomacal était énormément dilaté par l'abondance

de la nourriture qui s'y trouvait accumulée. Aucun doute, par conséquent, que ces Poissons ne soient extrêmement voraces. En outre, ils paraissent digérer très rapidement. Je n'ai recueilli sur ce point que des données insuffisantes, mais elles témoignent cependant de l'activité digestive de ces animaux. Un jour, à 8 heures du matin, on apporta au laboratoire quatre *Scyllium* pêchés au même lieu par le même pêcheur; deux d'entre eux, ouverts de suite, avaient l'estomac absolument plein de Lançons (*Ammodytes*) qui, vraisemblablement, venaient d'être ingurgités au moment de la capture, car ils étaient encore peu endommagés (j'en ai compté vingt-trois dans un seul estomac). Les deux autres individus furent gardés dans le bassin de l'aquarium où ils reprirent très vite leur état de santé, et, à 6 heures du soir, soit dix heures après leur arrivée au laboratoire et environ douze heures après leur capture, on les sacrifia; or, leurs estomacs étaient vides, tandis que l'intestin spiral était dilaté par son contenu visqueux. Sans doute, il n'est pas certain que ces deux derniers individus aient mangé autant que leurs deux compagnons d'infortune, mais ayant été capturés au même endroit, dans le voisinage d'un banc de Lançons, il est à présumer que, comme les deux autres, ils s'étaient remplis l'estomac de petits Poissons dont, dix heures plus tard, il ne restait plus de traces. D'ailleurs, aucun Squale, conservé à jeun dans l'aquarium pendant plus de trente-six heures, n'a montré quoi que ce soit autre, dans son estomac, que des débris chitineux ou des masses de mucus. Malheureusement, je n'ai pu réussir à faire avaler aux Squales des proies dans l'aquarium, en sorte que les expériences dont il sera fait mention plus loin à propos des Poissons d'eau douce et destinées à établir le temps nécessaire à la digestion normale dans l'estomac n'ont pas réussi chez eux.

Le contenu stomacal varie d'un individu à l'autre. Tantôt il est pâteux et informe; tantôt il est liquide et tient en suspension des débris alimentaires plus ou moins reconnaissables[1]. J'ai noté la

[1] M. Richet (*loc. cit.*), insistant sur le fait que le suc gastrique est mucilagineux et difficilement miscible à l'eau, dit que « jamais on ne trouve, à proprement parler,

nature de ces débris dans les cinq Squales étudiés ; en voici la liste :

Chez *Scyllium :* l'estomac renferme le plus souvent *Octopus*, *Loligo*, des *Crabes* divers (Tourteaux, *Maia*, Étrilles), des tubes d'Annélides, notamment de *Spirographis* et divers Poissons, des Labres (?), des Maquereaux jeunes, des Lançons. L'aliment commun, du moins en été, est le Poulpe.

Chez *Acanthias :* j'ai, pendant les mois d'août et septembre, trouvé presque exclusivement des Lançons, auxquels étaient parfois mêlés d'autres Poissons, probablement des Labres et des Sardines.

Chez *Lamna :* à la même époque, les Lançons dominaient également, mais à plusieurs reprises l'estomac contenait, en outre, des débris chitineux provenant de la plume et du bec de *Loligo.*

Chez *Galeus :* abondance de *Loligo* et *Octopus*, plus rarement des Poissons. Chez un exemplaire, on a extrait sept petits Calmars, dont trois récemment avalés.

Chez *Carcharias : Loligo*, *Octopus*, Crabes divers, Poissons divers.

Il est à noter, en outre, que chez tous ces Squales, principalement chez les *Scyllium* et les *Acanthias*, l'estomac contient presque toujours de nombreux Nématodes, qui, parfois, sont enchevêtrés en pelotons et qui, malgré la grande acidité de ce milieu, y vivent en parfait état.

Acidité du suc stomacal. — Que ce suc soit épais et visqueux ou qu'il constitue un liquide abondant au sein duquel flottent les aliments en digestion, il est toujours fortement acide. Laissant de côté la nature de l'acide qu'il contient et la question de savoir si cet acide y est libre ou combiné avec des substances organiques, je l'ai considéré comme étant de l'acide chlorhydrique (voir Richet, **116** et **117**), et après avoir filtré le contenu de l'estomac, j'ai déterminé le degré d'acidité du liquide filtré au moyen d'une solution titrée de soude. Voici les chiffres obtenus en faisant usage de 20 centimètres cubes

de *liquides* dans l'estomac ». Cependant, il nous est arrivé maintes fois de trouver l'estomac plein de liquide très acide, coulant facilement. Dans un *Lamna cornubica*, l'estomac en contenait 500 centimètres cubes.

de ce liquide extrait aussi rapidement que possible de quatre individus de *Scyllium*.

N° 1 = 7 de HCl pour 1 000; n° 2 = 11,5 pour 1 000; n° 3 = 7 pour 1 000; n° 4 = 8,2 pour 1 000. La moyenne de ces quatre analyses donne 8,4 pour 1 000. Les circonstances dans lesquelles j'opérais ne m'ont pas permis de multiplier les analyses, mais les chiffres obtenus dans ces quatre cas se rapprochent de ceux obtenus par M. Richet et démontrent qu'à l'état normal, ainsi que l'a établi le savant physiologiste de Paris, le suc gastrique des Squales contient une dose d'acide de beaucoup supérieure à celle du suc gastrique des Mammifères. D'ailleurs, des causes probablement diverses et parmi lesquelles il faut, en tout cas, ranger la nature des aliments, font varier le degré de cette acidité. Je mentionnerai à ce propos les chiffres obtenus dans l'analyse du suc gastrique de deux *Acanthias* de même taille et dont l'estomac renfermait, chez l'un, une pâtée de viande de Lançons, et, chez l'autre, des débris divers de Poissons et de petits Crabes. Chez le premier, le suc contenait 6,8 pour 1 000 d'acide; chez le second, seulement 2,5 pour 1 000. Il serait intéressant d'étudier, sur un nombre important d'individus, les variations d'acidité en rapport avec la nature des aliments et le moment de leur digestion. Il est certain que vers la fin de celle-ci, la quantité d'acide sécrété diminue rapidement. Un *Scyllium*, qui n'avait pas mangé depuis huit jours et dont l'estomac était vide d'aliments, avait l'estomac neutre, tant à la surface de sa muqueuse que dans le liquide mucilagineux qui s'y trouvait en petite quantité. J'ajoute que, dans le cas où le jeûne n'a duré qu'un ou deux jours, l'estomac, quoique vide, offre encore une réaction acide.

Action du suc gastrique sur la chitine. — Les Poissons digèrent-ils la chitine? La question est fort controversée; M. Richet la résout sans hésitation par l'affirmative en se basant sur le fait que, chez les Squales, la carapace chitineuse des Crabes qui constituent une partie de leur alimentation, doit être, non seulement ramollie, mais dissoute, pour pouvoir passer à travers l'étroit tube pylorique faisant

suite au sac stomacal. Il reconnaît cependant qu'il est difficile de réaliser cette dissolution de la chitine dans des digestions artificielles, sans relater d'expériences témoignant d'un commencement de dissolution en pareil cas et sans fournir d'autres arguments d'ordre expérimental à l'appui de son opinion. Voici les raisons qui m'empêchent de partager cette dernière. Outre le fait bien connu que les Poissons d'eau douce se nourrissant presque exclusivement d'Entomostracés, en rejettent les dépouilles chitineuses avec les excréments, j'ai eu l'occasion d'observer que les diverses espèces du genre *Blennius* dont mon savant collègue, M. le docteur Guitel, étudiait les mœurs à Roscoff pendant l'été 1895, font de même. Ces petits Poissons s'alimentent surtout de *Mysis;* ils déposent leurs excréments sous forme de petits cylindres dans chacun desquels se trouve une carapace de *Mysis* parfaitement nettoyée, mais intacte, entourée d'une enveloppe de mucus transparent. Grâce à la complaisance de M. Guitel, j'ai examiné quelques douzaines de ces *Mysis* digérés sans reconnaître la moindre trace d'altération de leur chitine.

Mais pour ne nous en tenir ici qu'à ce qui concerne les Squales, j'ajouterai qu'il est fréquent de rencontrer dans leur estomac des dépouilles de chitine, lesquelles sont ordinairement en fort mauvais état, il est vrai, par le fait de la trituration à laquelle les soumettent les mouvements du sac stomacal, mais qui cependant ne montrent pas d'indice de dissolution. J'ai recueilli des pattes de Crabes, des plumes et des becs de *Loligo*, des becs d'*Octopus*, isolés de leurs attaches musculaires, des tubes de *Spirographis* et d'autres formations chitineuses, non seulement dans l'estomac, mais aussi dans l'intestin moyen et le rectum. Elles avaient donc franchi le tube pylorique et étaient destinées à être rejetées avec les excréments.

D'ailleurs, on ne voit pas pourquoi, si la chitine était digérée par le suc gastrique dans l'estomac, elle résisterait à son action *in vitro*. Je transcris ici le procès-verbal de deux expériences plusieurs fois répétées qui prouvent la résistance qu'offre la chitine à l'action du suc gastrique.

Expérience VII. — Le suc gastrique d'un *Scyllium* de grande taille (poids 780 grammes) est filtré. D'autre part, la muqueuse stomacale du même est raclée et triturée dans un mortier avec de l'eau. Le produit de la trituration est filtré, puis ajouté au suc stomacal, on obtient ainsi un liquide très actif sur l'albumine cuite. Vingt centimètres cubes de ce liquide sont mis en présence de la dépouille chitineuse de trois *Mysis* rejetée sous forme d'excréments par un *Blennius* et que l'on a eu soin de débarrasser du mucus qui les enveloppait par un lavage dans une solution faible de potasse. Le liquide gastrique n'exerce aucune action sur elles. Au bout de quatre heures, elles sont placées dans une étuve à 38 degrés, où elles passent la nuit. Le lendemain, elles sont retrouvées intactes au fond de la capsule dans un résidu de 17 centimètres cubes de liquide.

Expérience VIII. — Je racle la muqueuse de deux estomacs de *Scyllium*, puis la triture dans de l'eau acidulée de HCl; j'obtiens de la sorte un liquide très digestif pour l'albumine cuite et qui cependant laisse intacte la carapace, préalablement traitée à l'acide HCl et à la potasse, d'un très jeune Crabe commun (*C. mænas*), en contact de laquelle il est laissé pendant quatorze heures. Au bout de ce temps on renouvelle le suc gastrique autour d'elle et cette fois en faisant usage du liquide très actif extrait directement du sac stomacal d'un *Scyllium* fraîchement ouvert. Le lendemain, la carapace est retrouvée dans le liquide au même état où elle y avait été placée et sans aucune marque de dissolution.

Cette dernière expérience a été renouvelée plusieurs fois à la température ordinaire et à 37 degrés, dans l'étuve et en milieu très acide (jusqu'à 20 pour 1 000 de HCl), sur des pièces chitineuses ayant une autre origine, notamment sur l'enveloppe des pattes natatoires et du telson d'une Crevette et sur des fragments de la plume d'un Calmar recueillis dans l'intestin d'un *Scyllium* et qui, par conséquent, avaient été déjà soumis à son suc gastrique. Les résultats ont été toujours négatifs. *La chitine n'est pas dissoute par les produits de la muqueuse stomacale* ; elle subit de leur part une certaine modification physique

qui la rend plus souple, mais elle ne paraît pas être altérée dans sa constitution chimique.

On peut dès lors se demander ce que deviennent les dépouilles chitineuses des grands Crabes dont la présence a été quelquefois constatée dans l'estomac des Squales. Je ne saurais le dire d'une façon positive, mais le problème ne me paraît pas aussi difficile à résoudre qu'il n'en a l'air de prime abord. Remarquons d'abord que les Tourteaux et *Maias* cités plus haut parmi les proies trouvées dans l'estomac de *Scyllium*, étaient tous des individus de petite taille et que la quantité de substance qui reste d'eux après que l'acide du suc gastrique a dissous les sels calcaires incrustés dans leur carapace et que leurs muscles et leurs viscères ont été digérés par ce suc, n'est jamais très considérable. En outre, il faut tenir compte de la particularité que cette substance, laquelle n'est autre que la chitine, ne se rencontre pas dans l'estomac en masse continue. Sous l'influence des mouvements de l'estomac, elle est déchirée en lambeaux plus ou moins ténus et, par conséquent, il est très admissible que ces lambeaux traversent sans le dilater outre mesure le tube pylorique pour être expulsés au dehors par les voies ordinaires. Je rappelle ici qu'il m'est arrivé à plusieurs reprises de rencontrer des débris chitineux dans l'intestin moyen et le rectum.

Pourtant l'alternative que nous venons d'indiquer n'est probablement que rarement suivie, car, en fait, les substances excrémentitielles accumulées dans le rectum ne contiennent pas régulièrement de la chitine en quantité notable comme ce devrait être le cas si notre supposition était toujours juste. Si donc la chitine ne se dissout pas et si elle n'est expulsée qu'en petite quantité et par lambeaux minuscules par le rectum, il faut admettre encore l'existence d'une autre voie d'expulsion pour les masses de chitine trop volumineuses pour traverser le tube pylorique. Il me semble que cette voie peut être l'œsophage et la bouche, non que j'aie été témoin direct de vomition du contenu stomacal, mais pour les raisons que voici. L'estomac communique largement avec l'œsophage, lequel est, à son tour,

grand ouvert sur la cavité buccale, en sorte que, dans le cas où il deviendrait nécessaire à un Squale de rejeter par la bouche des aliments indigestes, il ne rencontrerait de ce côté aucun obstacle sérieux. D'autre part, dans les bassins cimentés du laboratoire de Roscoff où vivaient nos Squales soumis à la diète, il nous est arrivé de ramasser, un jour, un assez fort peloton arrondi d'une substance vomie sans doute par l'un d'eux et qui n'était autre que de la chitine de Crabes tassée sur elle-même. L'idée que ce peloton représentait le résidu d'une digestion qui n'avait pu franchir le pylore nous est naturellement venue à l'esprit, ainsi que l'hypothèse que de pareils résidus, quand ils atteignent un tel volume, suivent normalement le même chemin. Dans le cas particulier, la provenance de la masse tassée de chitine ne nous a pas semblé pouvoir recevoir une autre explication ; mais il est clair qu'en l'absence d'autres observations du même genre et jusqu'au jour où l'on aura pu constater *de visu* que les Squales ont vraiment l'habitude de rendre par la bouche ce qu'ils ne parviennent pas à digérer dans leur estomac, tout doute sur ce mode de rejet pourra être conservé.

A l'appui de la non-dissolution de la chitine dans l'estomac des Squales, et tout en reconnaissant que l'argument n'est pas péremptoire, car il s'agit là d'une chitine un peu différente de celle des Crustacés, je rappelle que l'estomac de ces animaux est habité par des légions de Nématodes que leur peau protège efficacement contre le suc gastrique sans en subir d'altération.

Action du suc stomacal sur l'empois d'amidon. — Je ne puis que confirmer ici les conclusions négatives auxquelles M. Ch. Richet a été conduit par ses recherches du sucre dans les liquides de l'estomac de *Scyllium* et *Acanthias* et par ses tentatives pour y déceler l'existence d'un ferment saccharifiant l'amidon. J'ai répété ses expériences non seulement sur les deux genres qui viennent d'être mentionnés, mais encore sur *Galeus* et *Lamna* et je n'ai jamais constaté, ni en milieu neutre, ni en milieu acide, la présence de sucre dans le contenu de leur estomac. Dans aucun cas, non plus, l'addition du suc

gastrique, obtenu directement en le puisant dans l'estomac ou indirectement en l'extrayant de la muqueuse, à de l'empois d'amidon n'a été suivie de réduction de la liqueur de Fehling. Etant donné d'ailleurs que le fait lui-même n'est pas contesté, il serait superflu de rapporter le détail des expériences qui démontrent que *la muqueuse stomacale de* Scyllium (et des genres voisins) *ne produit pas de diastase.*

Action du suc stomacal sur la fibrine et l'albumine. — J'ai procédé dans cette étude soit au moyen du liquide contenu dans l'estomac, liquide toujours acide et peptonisant, soit au moyen d'un suc gastrique obtenu par la macération de la muqueuse stomacale (détachée par raclage de la couche musculaire) dans de l'eau acidulée ou dans la glycérine. Les expériences ont été faites *in vitro*, tantôt à la température ordinaire, tantôt à la température de l'étuve, oscillant de 36 à 40 degrés. Pour le dire de suite, on peut se passer d'étuve, les animaux dont il s'agit ne présentant jamais une température supérieure à celle de l'eau de mer dans laquelle ils vivent; il en résulte qu'en faisant usage de l'étuve on s'éloigne des conditions thermiques dans lesquelles, normalement, s'effectue leur digestion. Mais une augmentation artificielle de la température d'un Squale qui l'élèverait à la température d'un Mammifère, loin de gêner sa digestion, l'activerait au contraire; du moins, j'ai toujours vu que le séjour à l'étuve des récipients dans lesquels j'opérais, avait pour effet d'accélérer les transformations digestives.

La fibrine employée provenait du sang de Porc et était conservée dans la glycérine. L'albumine provenait du blanc d'œuf de poule, cuit ou cru.

Mes expériences ont porté principalement sur *Scyllium* et *Acanthias*, précisément les deux genres étudiés par M. Richet; et comme les résultats obtenus sont, sur la plupart des points, conformes à ceux publiés par l'habile expérimentateur de Paris, je n'en rapporterai pas le détail, me bornant à les résumer brièvement pour insister seulement sur les points où j'ai poussé l'investigation plus loin que lui.

Le suc gastrique de *Scyllium* agit rapidement (dans l'espace de deux ou trois heures) sur la fibrine, un peu plus lentement sur l'albumine, surtout lorsque celle-ci est cuite. Il agit grâce à un ferment semblable à la *pepsine* de l'estomac des Mammifères, car son action ne se manifeste dans les deux cas qu'en présence d'un milieu acide. La neutralisation du liquide gastrique arrête immédiatement toute activité ultérieure sur les albuminoïdes. L'infusion de la muqueuse gastrique fournit le même ferment; dans aucun cas, il n'agit en milieu neutre ou alcalin; l'assertion de Krukenberg et Richet, que cette muqueuse n'engendre pas de *trypsine*, se trouve par là absolument justifiée.

Le ferment est semblable à la pepsine, avons-nous dit. Sa non-identité avec la pepsine est cependant généralement admise ; elle repose sur la conservation de son activité à des températures basses (voisines de zéro degré), auxquelles la pepsine des Mammifères n'agit plus ou presque plus, et, d'autre part, sur le fait signalé par Murisier, puis confirmé par Hoppe-Seyler, qu'elle agirait plus intensivement à + 10 ou + 15 degrés qu'à la température de + 37 degrés. Ne disposant pas d'appareil frigorifique, je n'ai pas observé quelle est la rapidité de son action aux températures voisines de zéro degré. En revanche, voici une expérience qui tend à diminuer la valeur de la seconde partie du caractère différentiel évoqué par nos auteurs.

Expérience VIII. — On observe comparativement l'action de deux doses de 3 grammes chacune de muqueuse raclée de l'estomac d'un même *Scyllium*, et diluées l'une et l'autre dans la même quantité (30 c. c.) d'une solution de HCl à 7 pour 1 000, à laquelle on ajoute 2 grammes d'albumine cuite. La première agit à la température du laboratoire (17°); la seconde, à la température de l'étuve (38°). Trois heures plus tard, l'albumine mêlée à cette dernière, et qui avait été divisée de petits cubes, est entièrement dissoute; tandis que les cubes d'albumine mêlés à la première ont sensiblement gonflé, mais ne sont pas dissous.

Cette expérience nous a engagé à user de la chaleur, ainsi que

nous l'avons indiqué plus haut, toutes les fois que nous avions besoin d'augmenter la rapidité et l'intensité de l'action du suc gastrique des Poissons, notamment dans tous les cas où nous l'employions à la digestion de l'albumine cuite, laquelle est rebelle à l'action du même suc à la température ordinaire.

D'ailleurs, tout en convenant qu'il demeure vrai qu'à cette dernière température la pseudopepsine des Poissons se montre fort énergique sur la fibrine et les solutions d'albumine, nous avons noté qu'une température plus élevée, toutes choses étant égales d'ailleurs, favorise les transformations de ces substances en peptones ; nous verrons, en effet, plus bas que nous avons dû y avoir recours pour obtenir de vraie peptone en digestion artificielle.

Le suc gastrique de Scyllium *peptonise-t-il vraiment les albuminoïdes?* — Je traiterai maintenant la question de la peptonisation qui, nous le verrons ultérieurement, paraît recevoir une solution différente selon le groupe de Poissons où on l'examine. Les auteurs qui ont étudié jusqu'ici la digestion des Poissons n'ont pas attaché, semble-t-il, beaucoup d'importance à noter avec précision la nature des produits résultant de la dissolution de la fibrine et de l'albumine par leur suc gastrique. M. Ch. Richet, dans ses recherches, s'est servi de la précipitation des albumines par l'acide azotique pour les distinguer des peptones, celles-ci ne précipitant pas quand on les traite par cet acide. J'ai fait usage dans le même but du sulfate d'ammoniaque qui précipite les albumines et les propeptones, mais n'agit pas sur la peptone proprement dite (peptone de Kühne). Pour décider de la présence de cette dernière après le traitement par le sulfate d'ammoniaque, j'ai eu recours à la réaction du biuret et, dans le cas où la peptone se trouvait en quantité notable, à sa précipitation par le tannin acétique.

Expérience IX. — Je récolte dans un vase le contenu du sac stomacal de deux *Scyllium*, formant un magma composé de débris alimentaires à demi digérés et de suc gastrique, et je lave le tout pendant une heure avec de l'eau acidulée à 7 pour 1000 de HCl. Le

liquide agité et filtré, je fais immédiatement la recherche de la peptone sur une portion de 50 centimètres cubes de ce liquide, lequel est opalescent et jaunâtre (portion A). Neutralisé par le carbonate de soude, il se produit un abondant coagulum, témoignant de la présence de la syntonine (parapeptone). On filtre de nouveau. Le nouveau liquide est chauffé lentement jusqu'à 100 degrés; il dépose des globulines à partir de 52-53 degrés. On le filtre, puis il est traité par un excès de sulfate d'ammoniaque à chaud : nouveau précipité décelant l'existence de propeptone. Après refroidissement, le liquide est de nouveau filtré : *il ne donne pas la réaction du biuret.* Donc, dans cette expérience, le contenu stomacal renfermait des albumines transformées en protéose, mais non encore en peptone.

En revanche, le reste du liquide de macération du contenu stomacal (portion B) est abandonné à lui-même pendant la nuit, et le lendemain, vingt-quatre heures après son extraction, il est soumis aux mêmes réactions que ci-dessus. Sa neutralisation provoque encore un précipité de syntonine, mais notablement moins abondant que celui de la veille. La chaleur en coagule des globulines et, le sulfate d'ammoniaque, des propeptones. De plus, le liquide résiduel, après la séparation des propeptones, fournit la réaction intense du biuret. En sorte que la digestion s'est continuée *in vitro*, pendant la nuit, et que la peptone, absente la veille, s'y est produite et y est manifestement présente.

L'expérience ci-dessus ne permet pas de conclure à la non-production de vraie peptone à l'intérieur du sac stomacal. Répétée sur le contenu de ce sac sur plusieurs *Scyllium* et autres Squales, les résultats ont montré, deux fois chez le premier, à deux reprises également chez *Acanthias* et une fois chez un grand exemplaire de *Galeus canis,* la présence de la peptone concurremment avec les produits inférieurs de peptonisation. Il faut donc admettre que, chez ces animaux, le séjour des aliments dans l'estomac, quoique n'excédant pas vingt-quatre heures, et étant probablement même beaucoup plus court à l'ordinaire, suffit pour que les substances albuminoïdes

y soient transformées, au moins en partie, jusqu'à leur degré ultime de peptonisation. Il est vraisemblable que les produits de la digestion stomacale s'écoulent ainsi dans l'intestin moyen, contenant parfois, sinon toujours, une certaine quantité de peptone mêlée à de l'albumine dissoute, mais non digérée (syntonine), et à de l'albumine partiellement transformée en propeptones ou protéoses. Ces dernières achèvent-elles ou non leur transformation au delà de l'estomac? Nous reviendrons à cette question à propos du suc pancréatique et nous verrons alors quelles sont les raisons qui nous autorisent à y répondre par l'affirmative.

Mais si la peptone peut se trouver déjà dans le contenu du sac stomacal, il n'est pas surprenant qu'on la rencontre encore dans le tube pylorique et dans le contenu de l'intestin spiral ; nous l'y avons cherchée et trouvée à plusieurs reprises, ce qui prouve simplement que la formation de peptone se continue au delà de l'estomac et qu'il se passe à l'intérieur du Poisson le même phénomène que nous avons constaté *in vitro*.

Expérience X. — Voulant savoir si, en partant de la pepsine contenue dans la muqueuse stomacale, il était possible d'obtenir une entière peptonisation de la fibrine, nous avons non plus ici fait usage du suc gastrique déversé autour des substances alimentaires, mais d'un suc gastrique artificiel obtenu en faisant infuser de la pulpe de la muqueuse raclée sur un estomac vide, dans une eau acidulée à 8 pour 1000 de HCl. Quoique le *Scyllium* sur lequel nous opérions n'eût pas mangé depuis quatre jours et que son estomac fût vide, la muqueuse soigneusement raclée présentait une réaction acide. Dans ces conditions, on obtient toujours, après avoir agité la muqueuse dans la solution acide et l'y avoir laissé séjourner pendant quelques heures (ordinairement, nous l'y laissions une nuit entière ; le milieu étant acide, il ne s'y produit pas de microbes), un liquide contenant assez de pepsine pour digérer rapidement les albumines et, à plus forte raison, la fibrine. Si, au contraire, on prépare le suc artificiel avec la muqueuse enlevée d'un estomac en pleine diges-

tion, il se fait assez souvent que le produit de l'infusion n'a pas de pouvoir digestif ou du moins n'a qu'un pouvoir digestif très faible. M. Richet a fait la même remarque et l'explique par l'hypothèse que, pendant la digestion, les couches superficielles de la muqueuse, chargées de pepsine, sont ramollies et dissoutes par l'acide HCl et entraînées avec lui sur les aliments à digérer, en sorte que, si l'on vient à tuer l'animal en ce moment, les couches profondes de la muqueuse n'ont pas encore régénéré de nouvelles quantités de pepsine. Quoi qu'il en soit, nous avons constaté plusieurs fois la pauvreté relative en pepsine de la muqueuse de l'estomac en digestion et préalablement lavé, pendant que — l'expérience précédente nous l'a fait voir — le contenu de l'estomac renferme alors une dose suffisante de pepsine non employée pour que le suc extrait par lavage de ce contenu possède un pouvoir digestif énergique.

Ceci rappelé, nous avons donc extrait la pepsine de la muqueuse stomacale encore acide d'un *Scyllium* à jeun et nous en avons obtenu, au bout de quinze heures d'infusion dans l'eau acidulée à 8 pour 1000 de HCl, un suc gastrique artificiel limpide et légèrement jaunâtre dont nous faisons deux parts de 60 centimètres cubes. Chaque part reçoit 15 grammes de fibrine humide; l'une d'elles (vase A) est laissée à la température ordinaire, l'autre (vase B) est portée à l'étuve.

Au bout de deux heures, la fibrine est dissoute dans les deux vases. Néanmoins, on agite et on laisse la digestion se poursuivre pendant quatorze heures; puis on cherche la peptone dans le contenu de chaque vase. Après la précipitation par le sulfate d'ammoniaque, la réaction du biuret ne se produit pas. *Donc, pas de peptone.*

Dans un cas, nous avons prolongé la digestion à l'étuve pendant quarante-huit heures, en ayant soin de rajouter de temps en temps de la solution acide, de manière à maintenir le volume initial et de retarder la production des microbes, qui, dans les expériences de cette nature, troublent si souvent les résultats. Or, dans ce cas, le

produit de la digestion contenait encore des propeptones précipitables par le sulfate d'ammoniaque ; mais, en outre, de la *peptone*, manifestée par la réaction du biuret.

Nous avons assez multiplié ces expériences pour conclure que le suc gastrique sécrété et contenu dans l'estomac est plus efficace pour conduire à une entière peptonisation de la fibrine que le suc gastrique artificiel fabriqué par l'infusion de la muqueuse dans la solution de HCl. Ces deux sucs ne sont point équivalents dans leur action sur la fibrine. Mais l'intérêt d'un pareil résultat est, en somme, à peu près nul, car nous ne savons pas quelle est la nature des albumines digérées dans l'estomac ; elles sont assurément diverses, puisque les aliments sont eux-mêmes si variés et que chacun d'eux, Crabes, Poulpes, Poissons, comportent plusieurs sortes d'albumines. Il se pourrait fort bien que, parmi ces dernières, il y en eût de plus peptonisables que ne l'est la fibrine du sang de Porc. Pour bien faire, il faudrait nourrir le *Scyllium* exclusivement de fibrine et rechercher la peptone dans le produit de la digestion de cette dernière. Nous n'avons pas fait de recherches dans cette direction, l'animal ne se prêtant pas à l'introduction de repas expérimentaux, qu'il rejette le plus souvent[1] ; mais il est clair que les comparaisons faites sur des termes qui ne se correspondent pas exactement n'ont que peu d'intérêt. Ce que nous appelons *peptone*, dans notre langage encore si imprécis, s'applique non à une espèce chimique, mais à plusieurs que nous ne savons pas distinguer les unes des autres, et il est infiniment probable que la peptone ou, plus exactement, les peptones constatées dans le contenu stomacal au cours de notre expérience IX, sont autre chose que la peptone de fibrine obtenue dans un seul cas de notre expérience X, celle-ci démontrant d'ailleurs que, la plupart du temps, le suc gastrique artificiel est impuissant à l'engendrer, au moins dans l'espace de temps que nous avons indiqué.

[1] Nous avions réussi, non sans peine, à ingurgiter de l'huile dans l'estomac d'un *Scyllium* à jeun. Celui-ci, remis à l'eau, ne tarda pas à rejeter l'huile par où elle était entrée.

Malgré l'imprécision de ces expériences, nous en concluons que l'on doit répondre affirmativement à la question que nous nous étions posée. Oui, le *Scyllium* (c'est le cas encore des autres Squales examinés) *produit normalement de la vraie peptone dans son estomac*, quoique la pepsine retirée de sa muqueuse stomacale ne peptonise que rarement et seulement au bout d'un temps assez long, la fibrine en digestion *in vitro*.

Muqueuse du tube pylorique.— La disparition des glandes peptiques dans la portion tubulaire de l'estomac qui fait suite à sa portion sacciforme, c'est-à-dire dans ce que l'on est convenu de désigner sous le nom de *tube pylorique*, donnait un intérêt particulier à l'étude physiologique de sa muqueuse. Ce segment intestinal est facile à isoler du sac stomacal, dont il est séparé par la première courbure intestinale et de l'intestin moyen, dont il est séparé par le pylore. Cependant, comme c'est dans son voisinage immédiat que se trouvent le pancréas et la rate, il faut prendre quelques précautions afin d'en éloigner ces organes avant de le couper. Nous avons opéré de la manière suivante. Nous débarrassions avec soin le tube pylorique de ses annexes avec le mésentère et les organes qui s'y rattachent et nous placions une forte ligature à ses deux extrémités, en arrière de la courbure et en avant du pylore ; puis nous le coupions en dehors de ces ligatures. Alors, porté sur un liège après lavage, nous le fendions longitudinalement et l'étalions aussi complètement que possible. Le contenu du tube pylorique est toujours acide, c'est le même que celui du sac stomacal, avec cette différence qu'il est plus pâteux, plus homogène et qu'on n'y rencontre que peu de corps solides ; c'est une masse complexe dans laquelle se trouvent des corps gras, des albumines à divers degrés de peptonisation (il n'y a pas de sucre) et de la pepsine non encore utilisée. Il faut donc absolument, avant de détacher sa muqueuse, procéder à un lavage des plus complets. C'est là une première difficulté. Une seconde, qui rend l'étude de cette portion stomacale fort minutieuse, est son peu d'étendue (5 à 7 centimètres sur les *Scyllium* de grande taille). Il est

nécessaire, pour recueillir une quantité suffisante de sa muqueuse, d'opérer en même temps sur trois ou quatre individus de grande taille. On comprend, dès lors, que nous nous soyons borné à examiner si la muqueuse du tube pylorique contient de la pepsine. Après l'avoir détachée sur trois individus *Scyllium* (puis dans une expérience comparative sur quatre exemplaires d'*Acanthias*), nous l'avons laissé macérer, après trituration, dans l'eau acidulée par 7 pour 1 000 de HCl pendant plusieurs heures. Le liquide filtré servit ensuite à des essais de digestion de la fibrine, digestion prolongée pendant quatorze heures dans un cas et pendant vingt-quatre heures dans l'autre. La fibrine ne tardait pas à gonfler sous l'influence de l'acide, puis à se dissoudre ; mais, dans les deux cas, nous l'avons retrouvée sous forme de syntonine ; elle se précipitait par la neutralisation du liquide, et, ce dernier séparé du précipité, puis bouilli avec le sulfate d'ammoniaque demeurait transparent, sans abandonner de propeptones, ni indiquer de peptones par l'examen au biuret.

Nous eûmes alors l'idée de faire une expérience comparative en enlevant du sac stomacal, préalablement lavé, d'un *Scyllium*, un fragment de sa muqueuse sur une étendue de 5 centimètres de long sur 1 centimètre de large, correspondant à peu près à la surface muqueuse du tube pylorique. Cette petite quantité de muqueuse (prise non loin du cardia, et traitée comme ci-dessus) suffit pour digérer 6 grammes de fibrine assez complètement pour permettre de constater la présence de la peptone au bout de sept heures.

Nous pensons être autorisé, par conséquent, de conclure que *la fabrication de la pepsine est limitée au sac stomacal*, sur tout le territoire muqueux où l'histologie reconnaît la présence de glandes peptiques (fig. 6), *mais qu'elle s'arrête après la première courbure de l'intestin sur l'étendue du tube pylorique*, dont la muqueuse est dépourvue de ces glandes. Il y a donc lieu de considérer ces dernières comme les seules aptes à la production de la pepsine.

Nous renvoyons à une publication ultérieure les résultats obtenus

dans l'étude des fonctions de la muqueuse de l'intestin moyen ; car, à partir du pylore, les aliments reçoivent l'apport des sécrétions du foie et du pancréas, glandes dont la physiologie a fait l'objet d'une recherche spéciale qui ne peut être distraite de celle concernant la muqueuse même de l'intestin.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

A. Histologie.

1. Agassiz (L.) et Vogt (C.). Anatomie des Salmones (*Mém. Soc. se. nat. Neuchâtel*, t. III, 1845).

2. Ayers (H.). Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer (*Jenaische Zeitschr. für Naturwiss.*, Bd. XVIII, 1885).

3. Biedermann (W.). Untersuchungen über das Magenepithel (*Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch.*, Bd. LXXI, 1875).

4. Bischoff (Th.-W.-L.). Ueber den Bau der Magenschleimhaut (*Müller's Archiv für Anat. und Physiol.*, 1838).

5. Blanchard (Raphaël). Mittheilungen über den Bau und die Entwicklung der sog. fingerförmigen Drüse bei den Knorpelfischen (*Mittheil. aus dem embryol. Institute an d. Universität Wien*, Bd. I, 1878).

6. — Recherches sur la structure et le développement de la glande superanale (digitiforme) des Poissons cartilagineux (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XIV, 1878).

7. Bornand (Ed.). Étude histologique des nerfs et de la muqueuse buccale chez les Poissons (*Bull. de la Soc. vaudoise des Sc. nat.*, t. XXIII, 1887).

8. Brinton (W.). Stomach and Intestine (*Todds Cyclop.*, vol. V [tome supplémentaire]. London, 1859).

9. Brown (Alex.). Do Salmon feed in Fresh Water? The Question as viewed from the Histological Characters of the Gut (*Zool. Anzeiger*, Bd. XXI, 1898).

10. Budge (J.). Quergestreifte Muskelfasern im Magen von *Cobitis fossilis* (*Medizin Zeitung*, 16 Jahrg., 1847).

11. Cajetan (I.). Ein Beitrag zur Lehre von der Anatomie und Physiologie des Tractus intestinalis der Fische (*Inaug. Dissert.*, Bonn, 1883).

12. Cattaneo (G.). Struttura e sviluppo dell'intestino dei pesci. Communicazione preventiva (*Bolletino scientifico*, nº 1. Pavia, 1886).

13. — Istologia e sviluppo del tubo digerente dei pesci (*Atti della Soc. ital. di Sc. nat. Milano*, t. XXIX, 1886).

14. — Sulla formazione delle cripte intestinali negli embrioni del Salmo salar (*Atti Inst. Lombard.*, t. XIX, 1886).

15. CATTANEO (G.). Sull' existenza delle glandule gastriche nell' *Acipenser sturio* e nelle *Tinca vulgaris* (*Rendiconti Reale Inst. Lombardo*, sér. II, t. XIX, 1886).

16. — Note d'istologia comparata. I. Ulteriori ricerche sulla struttura delle glandule peptiche dei Selaci, Ganoïdi e Teleostei. II. Sul significato fisiologico delle glandule da me trovate nello stomaco dello Storione et sul valore morfologico delle loro cellule (*Bolletino scientifico*, nos 3 et 4. Pavia, 1887).

17. CLAYPOLE AGNES. The Enteron of the Cayuga Lake Lamprey (*Proceed. of the American microsc. Soc.*, vol. XVI, 1896).

18. CUVIER (G.) et VALENCIENNES (M.). Histoire naturelle des Poissons (t. I, Description de l'intestin de la Perche). Paris, 1828.

19. CUVIER (G.). Leçons d'anatomie comparée, recueillies et publiées par G.-L. Duvernoy. 2e édit., t. IV, 2e partie. Paris, 1835.

20. DECKER (F.). Zur Physiologie des Fischdarmes (*Festschr. für A von Kolliker zur Feier seines 70 Geburtstages.* Leipzig, 1887). [Malgré son titre, ce mémoire renferme des renseignements histologiques.]

21. EDINGER (L.). Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes, nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres (*Archiv. für Mikrosk. Anat.*, Bd. XIII, 1877).

22. — Zur Kenntniss der Drüsenzellen des Magens besonders beim Menschen (*Archiv für Mikrosk. Anat.*, Bd. XVII, 1880).

23. EMERY (C.). Le Specie del genere *Fierasfer*, nel golfo di Napoli. Leipzig, 1880 (un volume de la collection *Fauna und Flora* du golfe de Naples).

24. GÄREL (J.). Recherches sur l'anatomie générale comparée et la signification morphologique des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertébrés (*Thèse de la Faculté de médecine de Lyon.* Paris, Delahaye, 1879).

25. GEGENBAUR (C.). Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbelthiere (*Morphol. Jahrb.*, Bd. IV, 1878).

26. GLAETTLI (R.). Einiges über die Labdrüsen (*Inaug. Dissert.* Zürich, 1852).

27. GLINSKY. Zur Kenntniss des Baues der Magenschleimhaut der Wirbelthiere (*Centralbl. für d. medic. Wissensch.*, 1883).

28. GRIMM (I.-D.). Ein Beitrag zur Anatomie des Darmes (*Inaug. Dissert.*, Dorpat, 1866).

29. GUNTHER (A.). Description of Ceratodus (*Philos. Transact. of the Royal Soc. of London*, vol. CLXI, 1872).

30. HAUS (G.). Beiträge zur Anatomie und Histologie des Darmkanales bei *Anarrhichas lupus* (*Internat. Monatschrift für Anat. und Physiol.*, Bd. XIV, 1897).

31. HEIDENHAIN. Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen (*Arch. für Mikrosk. Anat.*, Bd. VI, 1870).

32. Home Everard. Lectures on comparative Anatomy. Vol. I et II, avec atlas. Londres, 1814.

33. Hopkins (G.-S.). Structure of the Stomach of *Amia calva* (*Proceed. of the American Soc. of Microscopists.* 13 annual Meeting, Détroit, 1890).

34. — On the digestive Tract of some North American Ganoïds (*Proceed. of the Amer. Assoc. to the adv. of Science*, vol. XLI, 1892).

35. — The lymphatics and enteric Epithelium of *Amia calva* (*The Wilder Quarter. Century Book.* [Coll. of orig. pap. ded. to Prof. Bart Green Wilder.] 1893).

36. — On the Enteron of American Ganoïds (*Journ. of Morphology*, vol. XI, 1895).

37. Hoppe (R.). Untersuchungen über den Kauapparat des Cyprinoiden, *Leuciscus rutilus* (*Inaug. Dissert.* Leipzig, 1894).

38. Howes (G.-B.). On the intestinal Canal of the Ichthyopsida, whit especial reference to its arterial Supply and the Appendix digitiformis (*Journ. of the Linnea Society.* Zoology, vol. XXIII, 1891).

39. Hyrtl (I.). *Lepidosiren paradoxa.* Monographie mit 5 Tafeln., in-4°, Prag, 1845.

40. Kantorowicz (R.). Uber Bau und Entwicklung des Spiraldarms der Selachier (*Zeitschr. für Naturwiss.*, Bd. LXX, 1897).

41. Kultschitzky (N.). Beiträge zur Kenntniss des Darmkanals der Fische (*Denkschr. d. neuruss. Gesellsch. d. Naturforscher*, Bd. XII, Odessa, 1887) [en russe].

42. Kner (R.). Ueber die Verschiedenheiten der Blinddärme bei den Salmonen (*Wiener Sitzungsber d. math. nat. Cl.*, Bd. VI, 1851).

43. — Ueber die Mägen und Blinddärme der Salmoniden (*Wiener Sitzungsber. d. math. nat. Cl.*, Bd. VIII, 1852).

44. Langer (C.). Ueber Lymphgefässe des Darmes einiger Süsswasserfische (*Wiener Sitzungsber. d. math.-nat. Cl.*, Bd. LXII, 1870).

45. Langerhans (P.). Untersuchungen über *Petromyzon Planeri* (Freiburg i. Brisgau, 1873).

46. — Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus* (*Arch. für Mikrosk. Anat.*, Bd. XII, 1876).

47. Leydig (F.). Zur Anatomie und Physiologie der *Chimæra monstrosa* (*Müller's Archiv für Anat. und Physiol.*, 1851).

48. — Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig, 1852.

49. — Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin, 1853.

50. — Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger [*Cobitis fossilis*] (*Müller's Archiv für Anat. und Physiol.*, 1853).

51. Leydig (F.). Histologische Bemerkungen über *Polypterus Bichir* (*Zeitsch. f. wiss. Zoologie*, Bd. V, 1854).

52. — Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre (*Muller's Archiv für Anat. und Physiol.*, 1854).

53. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt, 1857.

54. Lorent (H.). Uber den Mitteldarm von *Cobitis fossilis* (*Arch. für Mikrosk. Anat.*, Bd. XV, 1878).

55. Luchhau. Ueber die Magen und Darmverdauung bei einigen Fischen (*Inaug. Dissert.* Königsberg, 1878).

56. Macallum. Alimentary canal and pancreas of *Acipenser*, *Amia* and *Lepidosteus* (*Journ. of Anat. and Physiol.*, vol. XX, 1886).

57. Mayer (P.). Uber Eigentümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier (*Mittheil. aus d. zool. stat. zu Neapel*, Bd. VIII, 1888).

58. Mazza (F.). Sul tubo gastro-enterico della *Cephaloptera giorna* (*Ann. del Museo civico di Storia naturale di Genova*, sér. 2, vol. X, 1891).

59. Mazza (F.) et Peruggia (A.). Sulla glandula digitiforme nella *Chimæra monstrosa* (*Museum di R. univ. Genova. Atti Soc. ligustica di Sc. nat.*, vol. V, 1894).

60. Meckel (J.-F.). Traité général d'anatomie comparée, traduit par Riester et Sanson, t. VII. Paris, 1836.

61. Melnikow. Uber die Verbreitungsweise der Gefässe in den Häuten des Darmkanals von *Lota vulgaris* (*Müller's Archiv für Anat. und Physiol.*, 1866).

62. Milne Edwards (H.). Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, t. VI. Paris, 1860.

63. Molin. Sulle tonache musculari del tuba intestinale del pesce denominata *Tinca chrysitis* (*Wiener Sitzungsber. d. math. nat. Cl.*, Bd. V, 1850).

64. Monro (Alex.). The Structure and Physiology of Fishes, explained and compared with those of Man and others Animals. Edinburgh, 1785 (et traduction allemande de cet ouvrage par J.-G. Schneider. Leipzig, 1787).

65. Müller (Johannes). Uber den Bau und Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum* oder *Amphioxus lanceolatus* (*Abh. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1842. Berlin, 1844).

66. — Vergleichende Anatomie der Myxinoïden. Untersuchungen über die Eingeweide der Fische (*Abh. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1843. Berlin, 1845).

67. Nussbaum Moritz. Uber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen (une série de mémoires dans *Archiv fur Mikrosk. Anatomie*, Bd. XIII, 1877; Bd. XV, 1878; Bd. XVI, 1879; Bd. XXI, 1882).

68. Nussbaum Moritz. Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues und der Funktion der Drüsenzellen (*Zool. Anzeiger,* V Jahrg., 1882).

69. Oppel (A.). Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. I *Theil* : der Magen. Iéna, 1896; II *Theil*: Schlund und Darm. Iéna, 1897.

70. Owen (Richard). On the Anatomy of Vertebrates, vol. I, Fishes and Reptiles. London, 1866.

71. Parker (J.). On the intestinal Spiral Valve in the genus *Raja* (*Proc. of Zool. Soc.,* London, 1879).

72. Parker (W.-N.). Zur Anatomie und Physiologie des *Protopterus annectens* (*Berichte d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B.*, Bd. IV, 1889).

73. — On the Anatomy and Physiology of *Protopterus annectens* (*Proceed. of the Royal Soc.,* vol. XLIX, 1891).

74. — On the Anatomy and Physiology of *Protopterus annectens* (*Transact. of the Royal Irish Academy,* vol. XXX, 1892).

75. Pilliet (A.). Sur la structure du tube digestif de quelques Poissons de mer (*Bull. Soc. zool. de France,* t. X, 1885).

76. — Sur l'évolution des cellules glandulaires de l'estomac chez l'Homme et les Vertébrés (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.,* t. XXIII, 1887).

77. — Note sur l'estomac des Pleuronectes (*C. R. de la Soc. de Biologie,* 9e sér., t. X, 1893).

78. — Recherches histologiques sur l'estomac des Poissons osseux [Pleuronectes] (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.,* t. XXX, 1894).

79. Rathke (H.). Ueber den Darmkanal der Fische. Halle, 1824.

80. — Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke oder des *Petromyzon fluviatilis* des Linneus. Dantzig, 1826.

81. — Zur Anatomie der Fische (*Müller's Archiv für Anat. und Physiol.,* 1836, 1837, 1838 [sur l'intestin, voir le mémoire de 1837]).

82. — Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus.* Königsberg, 1841.

83. Retzius (A.-A.). Observationes in Anatomiam Chondropterygiorum, præcipue Squali et Rajæ generum. Lundæ, 1819.

84. Ricci (N.). Intorno alla speciale forma e struttura dello stomaco di alcuni pesci (*Rendic. dell' Accad. del Science di Napoli.* Anno XIV, 1875).

85. Robin (Ch.). Mémoire sur l'anatomie des lymphatiques des Torpilles comparée à celle des autres Plagiostomes (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.,* t. IV, 1867).

86. Rollett (A.). Bemerkungen zur Kenntniss der Labdrüsen und der Magenschleimhaut (*Untersuchungen aus d. Instit. für Physiol. und Histol. in Graz,* 1871).

87. Ruckert (J.). Ueber die Entwicklung des Spiraldarms bei Selachiern

(*Arch. für Entwicklungsmechanik d. Organismen*. W. Roux, t. IV, 1896).

88. SANCTIS (L. DE). Morfologia delle appendici piloriche dei Pesci ossei (*R. Accad. dei Lincei*, 2e sér., vol. II, 1875).

89. SAPPEY (C.). Études sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatique des Poissons (avec atlas). Paris, 1880.

90. SCHÄFFER (J.). Ueber das Epithel des Kiemendarmes von *Ammocœtes* nebst Bemerkungen über intraepitheliale Drüsen (*Arch. für Mikrosk. Anat.*, Bd. XLV, 1895).

91. SCHNEIDER (A.). Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin, 1879.

92. SCHULZE (F.-E.). Epithel und Drüsenzellen (*Arch. für Mikrosk. Anat.*, Bd. III, 1867).

93. SIEBOLD und STANNIUS. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Theil ; Wirbelthiere von Stannius. Berlin, 1846.

94. — Handbuch der Zootomie. 2 Theil : Wirbelthiere von Stannius. 2 Aufl. I Buch : Fische. Berlin, 1854.

95. SPROTT BOYD. Essay on the structure of the mucous membrane of the stomach (*Edinburgh med. and surg. Journ.*, vol. XLVI, 1836).

96. STIEDA (L.). Studien über den *Amphioxus lanceolatus* (*Mémoires de l'Acad. imp. de Saint-Pétersbourg*, 7e sér., Bd. XIX, 1873).

97. THESEN (J.). Bidrag till tarmkanales histologi og physiologi hos torsken [*Gadus morhua*] (*Archiv for Math. og Naturvideskab.*, Bd. XIV, 1890).

98. VALATOUR (Martial). Recherches sur les glandes gastriques et les tuniques musculaires du tube digestif dans les Poissons osseux et les Batraciens (*Ann. des Sc. nat.*, 4e sér., t. XVI, 1861).

99. WAALEWIJN (H.-W.). Bijdrage tot de Histologie van den Vischdarm (*Academish Prœfschrift*. Leiden, 1872).

B. PHYSIOLOGIE.

100. BERNARD (Claude). Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine, t. II, 1856, p. 479-488.

101. — Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, t. II, 1879, p. 98, glycogenèse des Poissons, et p. 350, pancréas de la Raie.

102. BLANCHARD (Raphaël). Sur les fonctions de la glande digitiforme ou superanale des Plagiostomes (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. XCV, 1882, et *Bulletin de la Soc. Zool. de France*, t. VII, 1882).

103. — Sur les fonctions des appendices pyloriques (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. XCVI, 1883, et *Bulletin de la Soc. Zool. de France*, t. VIII, 1883).

104. FICK (A.) et MURISIER. Ueber das Magenferment kaltblütiger Thiere (*Verhandl. d. Würzburger phys. med. Gesellsch.*, Bd. IV, 1873).

105. HOMBURGER. Zur Verdauung der Fische (*Centralbl. f. d. medic. Wissensch.*, 1877).

106. HOPPE-SEYLER. Ueber Unterschiede im chemischen Bau und der Verdauung höher und niederer Thiere (*Arch. f. d. ges. Physiologie von Pflüger.* Bd. XIV, 1877).

107. KNAUTHE (X.). Zur Kenntniss des Stoffwechsels der Fische (*Arch. f. d. ges. Physiologie von Pflüger,* Bd. LXXIII, 1898).

108. KRUKENBERG (C.-F.-W.). Versuche zur vergleichende Physiologie der Verdauung mit besonder Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Fischen (*Untersuchungen d. physiol. Instit. der Universität Heidelberg*, Bd. I, 1877).

109. — Vergleichend. physiologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge (*Ibid.*, Bd. II, 1878).

110. — Notizen zur Litteratur über die vergleichende Physiologie der Nutritionsprocesse (*Ibid.*, Bd. II, 1878).

111. — Zur Verdauung bei den Fischen (*Ibid.*, Bd. II, 1878).

112. — Physiol.-chem. Untersuchungen an *Luvarus imperialis* (*Vergl.-physiol. Studien.* Heidelberg, 1881).

113. — Grandzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung (*Vergl.-physiol. Studien.* Heidelberg, 1882).

114. MAHN (R.). Untersuchungen über das physiologische Verhalten des Schleien darms [*Tinca vulgaris*] (*Arch. f. d. ges. Physiologie von Pflüger*, Bd. LXXII, 1898).

115. RABUTEAU et PAPILLON. Observations sur quelques liquides de l'organisme des Poissons, etc. (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. LXXVII, 1873).

116. RICHET (Ch.). Des propriétés chimiques et physiologiques du suc gastrique chez l'homme et les animaux (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XIV, 1878).

117. — Sur l'acide du suc gastrique [en particulier chez *Lophius, Scyllium* et *Raja*] (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. LXXXVI, 1878).

118. RICHET et MOURRUT. De quelques faits relatifs à la digestion gastrique des Poissons (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. XC, 1880).

119. RICHET. De quelques faits relatifs à la digestion chez les Poissons (*Arch. de Physiologie norm. et pathol.*, 1882, et *Travaux du Laboratoire de M. Ch. Richet*, t. II, 1893).

120. — Faits relatifs à la digestion des Poissons. Diastases des Poissons (*Bulletin de la Société de Biologie*, 1882, et *Travaux du Laboratoire de M. Ch. Richet,* t. II. Paris, 1893).

121. SPALLANZANI. Expériences sur la digestion de l'homme et de différentes

espèces d'animaux, avec des considérations sur sa méthode de faire des expériences, etc., par Jean Senebier. Genève, 1783.

122. Stirling (W.). On the ferment or enzymes of the digestive Tract in Fishes (*Journ. of Anat. and Physiol.*, vol. XVIII, 1884).

123. — On the chemistry and histology of the digestive organs of Fishes (*Second annual Report of the fishery board of Scotland*, Appendix F. nº 1, 1885).

124. Tiédemann et Gmelin. Recherches expérimentales sur la digestion considérée dans les quatre classes d'animaux vertébrés, traduit de l'allemand par Jourdan. Paris, 1827, 2 vol. (voir en particulier le tome II, 4e mémoire).

125. Yung (Émile). Sur l'évolution de la fonction digestive [C. R. de la 78e session de la Soc. helvét. des Sc. nat. à Zermatt] (*Arch. des Sc. phys. et nat.*, 1895).

126. — Sur les phénomènes de la digestion chez les Squales (*Ibid.*, 1895).

127. — Sur la structure intime et les fonctions de l'intestin des Poissons [C. R. de la 81e session de la Soc. helvét. des Sc. nat. à Berne] (*Ibid.*, 1898).

128. — De la digestion gastrique chez les Squales (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. CXXVI, 1898).

129. — Sur les fonctions du pancréas chez les Squales (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris*, t. CXXVII, 1898).

130. — La digestion gastrique chez les Poissons (*Revue scientifique*, 4e sér., t. XI, janvier 1899).

131. Zuntz (N.). Ueber die Verdauung und den Stoffwechsel der Fische (d'après les recherches de Karl Knauthe) (*Arch. für Anat. und Physiol.* [Physiol. Abtheil.], 1898).

Consulter en outre, pour la physiologie, les mémoires de Decker et de Luchhau dont les titres sont donnés plus haut en A. Histologie.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX.

Toutes les figures de cette planche se rapportent à l'épithélium intestinal de *Scyllium canicula* et ont été dessinées au moyen de l'appareil à dessiner d'Abbe, adapté sur un microscope de Zeiss.

Fig. 1. Coupe transversale de la muqueuse buccale, portion appliquée à la voûte palatine (Oc. II, Obj. A). *c*, couche conjonctive ; *l*, lacune lymphatique ; *ep*, épithélium profond cylindrique ; *p*, papilles ; *cm*, cellules muqueuses de l'épithélium ; *es*, épithélium pavimenteux superficiel.

2. Fragment de la coupe précédente vu sous un plus fort grossissement (Oc. II, Obj. F). *ep*, cellules cylindriques de l'assise profonde; *m*, mucus contenu dans les cellules muqueuses ; *n*, noyaux de ces dernières.

FIG. 3. Une crypte de l'œsophage prise sur une coupe transversale passant peu avant le commencement de l'estomac (Oc. II, Obj. A). *cr*, cavité de la crypte ; *m*, mucus accumulé au fond de la crypte ; *e*, cellules épithéliales ciliées ; *c*, cellules caliciformes.

4. Trois cellules ciliées de l'épithélium œsophagien détachées du sommet d'une crypte de l'extrémité postérieure de l'œsophage (Oc. II, Obj. F).

5. Cellules ciliées et caliciformes basses de l'épithélium œsophagien prises sur une coupe passant au milieu de l'œsophage (Oc. II, Obj. F). *n*, noyaux ovoïdes des cellules ciliées ; *n'*, noyaux sphériques des cellules caliciformes.

6. Coupe longitudinale d'une glande peptique dessinée sur une coupe transversale passant vers le milieu de l'estomac, face ventrale (Oc. II, Obj. C). *ep*, épithélium superficiel ; *c*, col de la glande ; *cc*, cellules du col ; *gl*, corps de la glande ; *cp*, cellules peptiques ; *n*, double noyau dans l'une de ces dernières ; *c'*, cavité axiale du corps de la glande renflée à son extrémité inférieure ; *l*, enveloppe conjonctive du tube glandulaire ; *n'*, noyaux conjonctifs.

7. Deux cellules de l'épithélium superficiel de l'estomac (Oc. II, Obj. DD).

8. Coupe transversale du corps d'une glande peptique passant vers le milieu de sa longueur (Oc. II, Obj. DD). *c*, canal axial ; *cp*, cellule peptique ; *n*, noyau conjonctif.

9. Portion d'une coupe transversale de l'extrémité inférieure d'une glande peptique largement excavée dans sa portion axiale (Oc. II, Obj. F).

10. Portion d'une coupe transversale passant au milieu du tube pylorique. *ep*, cellules épithéliales tapissant les parois d'une crypte ; *cc*, cellules du fond de la crypte qui ne sont probablement autres que les précédentes coupées transversalement (Oc. II, Obj. DD).

11. Coupe verticale d'une villosité de l'intestin moyen au commencement de la valvule spirale. *cc*, cellules cylindriques de l'épithélium ; *ca*, cellules caliciformes déversant des masses de mucus, *m* (Oc. II, Obj. D).

12. Deux cellules caliciformes de l'épithélium de l'intestin moyen. *n*, noyau ; *m*, mucus débordant de l'ouverture de la cellule (Oc. II, Obj. F).

LA CAUSE PRINCIPALE DE L'ASYMÉTRIE

DES

MOLLUSQUES GASTÉROPODES

PAR

LOUIS BOUTAN
Maître de conférences de zoologie à l'Université de Paris.

INTRODUCTION.

Quel lecteur, au courant des travaux de la zoologie, pourrait dire, en lisant les nombreux mémoires qui ont été publiés sur les causes de l'asymétrie chez les Gastéropodes : « Oui... c'est bien ainsi que les choses ont dû se passer ! »

Aucun sujet n'a été plus étudié, aucun ne reste plus obscur.

Il est téméraire d'essayer, après tant d'autres, de donner une nouvelle explication de phénomènes en apparence si complexes et, au moment de tenter l'aventure, je me demande s'il existe réellement une cause simple pouvant s'appliquer à un groupe aussi étendu que celui des Gastéropodes, et donnant la clef des déformations que subissent de si nombreux animaux.

Notre esprit nous porte à grouper les faits, à les synthétiser sous une forme schématique, mais rien ne prouve que la nature procède de même, et qu'on puisse faire tenir ses procédés dans le cadre étroit d'une loi d'apparence générale.

Cependant, malgré ces réserves, en me basant sur l'examen attentif du développement des Mollusques, tel qu'il résulte des travaux des divers naturalistes et de mes propres recherches, il me semble

possible de mettre en lumière une cause mécanique très simple, qui est, selon moi, sinon la cause unique, du moins la cause principale et déterminante de l'asymétrie des Gastéropodes.

Le type mollusque, originairement symétrique et tel qu'on l'observe normalement dans les Acéphales et les Céphalopodes, devient asymétrique chez les Gastéropodes sous l'influence d'une cause mécanique résultant de *l'antagonisme de croissance du pied et de la coquille*[1] *dans le cours du développement.*

Cet antagonisme dans la croissance du pied et de la coquille représente donc, selon moi, la cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes, ainsi que je m'efforcerai de le démontrer dans le cours de ce travail.

Cette cause, en apparence unique, est d'ailleurs essentiellement variable dans ses effets, parce que l'antagonisme de croissance du pied et de la coquille ne se produit, ni avec la même intensité, ni aux mêmes époques de la vie, chez les Mollusques et dépend de la croissance variable de la coquille et du pied, à l'état larvaire et à l'état adulte.

Je crois que l'on peut expliquer en outre, à l'aide du développement plus ou moins considérable de la coquille et du pied, non seulement les phénomènes d'asymétrie, mais aussi les formes du système nerveux que nous observons dans les Mollusques et en particulier dans les Gastéropodes.

Ce travail comprend trois parties.

1° L'exposé critique des travaux les plus importants relatifs à la question ;

2° L'exposé des faits sur lesquels est basée l'explication que j'essaye de donner.

3° La discussion de ces faits et les conclusions qu'il me paraît nécessaire d'en tirer.

[1] Par le mot *coquille,* je sous-entends non seulement la coquille proprement dite, mais encore la partie du manteau qui la tapisse et qui lui a donné naissance.

PREMIÈRE PARTIE.

EXPOSÉ CRITIQUE DES PRINCIPAUX TRAVAUX RELATIFS A L'ASYMÉTRIE DES GASTÉROPODES

I

Dans l'historique de la question de l'asymétrie des Gastéropodes, on peut procéder immédiatement à une coupe et mettre, d'une part, un certain nombre d'auteurs tels que Carus, Souleyet, Companyo, etc., qui ont émis des hypothèses hasardeuses sans les baser sur des faits précis, et d'autre part, les auteurs qui ont mis à profit leurs recherches personnelles et les données actuelles de la science pour essayer de fournir, au moins en partie, une explication rationnelle.

Pour les premiers, nous nous contenterons de renvoyer au savant mémoire de M. Fischer et Bouvier[1] dans lequel on trouvera un historique très complet ; nous analyserons seulement les travaux des auteurs dont les opinions peuvent être, encore actuellement, utilement discutées.

En France, Milne Edwards et surtout M. de Lacaze-Duthiers ont fourni d'importants documents sur la question.

M. de Lacaze-Duthiers en particulier a, dans une série de monographies, exposé des faits certains donnant le point de départ indispensable (monographie du Dentale[2], de l'Anomie et du Pleurobranche[3]; système nerveux de l'Haliotis[4], de l'Aplysie, etc.).

Ses études sur les Mollusques lui ont permis de les grouper utile-

[1] Fischer et Bouvier, *Recherches et Considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves,* Crosse, Paris, 1892.

[2] De Lacaze-Duthiers, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale* (*Annales des sciences naturelles*, quatrième série, t. VI et VII).

[3] *Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orangé* (*Annales des sciences naturelles,* 2e sér., 1859, t. XI).

[4] *Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotis* (*Annales des sciences naturelles*, 1859, t. XII).

ment au point de vue du système nerveux[1], et de dégager plusieurs lois morphologiques importantes[2].

Cependant, systématiquement, le savant auteur qui se refuse aux hypothèses hâtives, a évité de donner une explication générale de l'enroulement dans les Gastéropodes. Il s'est contenté de montrer l'importance des connexions chez les Gastéropodes et de redresser à ce sujet les erreurs commises par d'autres auteurs.

Il a eu cependant le mérite, au point de vue de l'explication générale, de montrer, dès 1859, l'importance du croisement de la commissure du centre asymétrique qui rejette à gauche une partie du système nerveux par suite d'une torsion que l'on constate chez tous les Gastéropodes chiastoneures. Comme conclusions de ses savantes études, il a maintes fois professé dans ses cours publics à la Sorbonne : *Dans les formes dextres, le corps du Mollusque verse à gauche, ce qui produit l'atrophie des organes correspondants. Dans les formes senestres, le corps du Mollusque verse au contraire à droite.*

Dans un mémoire sur l'*Haliotis* qui a donné naissance à de nombreuses controverses, mais dont les conclusions se trouvent actuellement vérifiées par les recherches les plus récentes[3], il a montré — ce qui sera pour nous le point de départ de constatations importantes — qu'autour du pied des Gastéropodes archaïques, il fallait distinguer un organe périphérique indépendant du pied et se rattachant au manteau, la collerette.

Cet organe, confondu, par beaucoup d'auteurs, sous le nom d'*epipodium*, avec des parties du pied très développées chez certains Gastéropodes, nous servira, en effet, à interpréter la forme bizarre du système nerveux des Mollusques considérés généralement comme les plus primitifs.

[1] *La Classification des Gastéropodes basée sur les dispositions du système nerveux* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 12 mars 1888).

[2] *Mémoire sur les otocystes des Gastéropodes* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1re sér., t. I, 1872).

[3] E.-L. Bouvier et H. Fischer, *Etude monographique des Pleurotomaires actuels* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3e sér., t. VI, 1898).

Enfin, il a établi que, chez l'Anomie, la symétrie normale de l'Acéphale se trouvait détruite par suite de l'énorme développement d'une dépendance du pied, le byssus.

Ce sont ces constatations importantes qui ont servi de point de départ aux tentatives d'explications ultérieures.

Beaucoup plus tard, en 1877, parut l'important mémoire de H. von Ihering[1] sur la philogénie des Mollusques.

Pour cet auteur, l'origine des Gastéropodes serait double : d'une part, les Prosobranches dériveraient d'une forme analogue aux Mollusques symétriques, les Amphineures ; d'autre part, les Opistobranches et les Ptéropodes, d'une forme ancestrale tout à fait différente. Pour justifier cette double origine, l'auteur nie la torsion du corps et des organes chez les Prosobranches, opinion inconciliable avec les faits.

Cette opinion, qui a eu beaucoup de vogue, est maintenant à peu près délaissée par les auteurs récents.

Quelques années après (1881), Spengel[2] admit que tous les Mollusques gastéropodes dérivent d'une forme ancestrale commune.

Cette théorie ayant été déjà maintes fois exposée, je me contenterai de citer le résumé magistral que MM. Fischer et Bouvier[3] en ont présenté dans le mémoire sur lequel j'aurai fréquemment l'occasion de revenir dans cet exposé préliminaire.

« Pour Spengel, tous les Mollusques Gastéropodes et Ptéropodes dérivent d'une forme ancestrale assez analogue au Chiton, mais à un Chiton qui aurait deux branchies péri-anales et une commissure orthoneure sous-intestinale dont chacune des branches se rattacherait par un nerf à la branchie du même côté. Si l'anus de la forme

[1] H. von Ihering, *Vergleichende Anatomie der Nervensystems und Phylogenie der Mollusken*, Leipzig, 1877.

[2] Spengel, *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken* (*Zeits. Wiss. Zool.*, t. XXXV, 1881).

[3] Fischer et Bouvier, *loc. cit.*, p. 165.

ancestrale est ramené, d'arrière en avant, dans le plan médian du corps, et si les organes pairs voisins de l'anus, les branchies notamment, exécutent autour du rectum une rotation de 180 degrés, on aura un Prosobranche à deux branchies tel qu'une *Haliotis* ou une *Fissurella* ; et de ces Prosobranches dibranchiaux dériveront à leur tour les Prosobranches monobranches par disparition des organes situés à gauche chez la forme ancestrale et à droite chez les Prosobranches dibranchiaux. »

Je ferai simplement remarquer que l'explication de Spengel ne correspond pas aux données actuelles de l'embryogénie et j'insisterai surtout sur ce fait, c'est que l'auteur ne tient nul compte de l'ordre d'apparition des organes.

L'apparition des branchies est secondaire et ne se produit chez la Fissurelle, par exemple, que lorsque l'adulte a pris sa forme définitive.

Les branchies, dans les divers Gastéropodes, ne sont, d'ailleurs, pas des organes homologues (cténidies, branchies circumpalléales, pseudo-poumons).

Au lieu de dire que les branchies exécutent autour du rectum une rotation de 180 *degrés, on peut dire plus justement que les branchies se développent sur des points déplacés par suite de la rotation primitive de l'embryon.*

Ce sont là, d'ailleurs, des considérations que nous développerons plus longuement dans le cours du mémoire.

Bütschli[1] est parti du même point de départ théorique que Spengel, mais en se préoccupant davantage des faits bien observés. Comme précédemment, je citerai le résumé si clair et si méthodique, donné par MM. Fischer et Bouvier[2], des idées de Bütschli.

« Bütschli accepte l'hypothèse de Spengel, mais il la rend plus conforme à la marche naturelle des faits, en supposant un déplacement

[1] BÜTSCHLI, *Bemerkungen über die Wahrscheinliche Herleilung der Asymmetrie der Gasteropoden* (*Morpholog. Jahrb.*, t. XII, 1887).

[2] FISCHER et BOUVIER, *loc. cit.*, p. 166 et 167.

tout autre de l'anus. Il est impossible d'admettre, dit-il, que l'anus se déplace dans le plan médian du corps, car l'anus et la branchie restent, chez tous les Mollusques connus, dans la gouttière palléale, et il ne saurait évidemment en être ainsi dans l'hypothèse imaginée par Spengel. Au reste, l'exemple des Tectibranches, où l'on voit l'anus et la branchie à droite, mais encore assez en arrière, montre bien que l'anus, dans son déplacement, n'est pas resté dans le plan médian du corps, mais qu'il a suivi la gouttière palléale. Partant dès lors d'une forme ancestrale à peu près identique à celle imaginée par Spengel, Bütschli admet que dans cette forme, à un certain stade du développement, se produit une croissance inégale des tissus de la gouttière palléale. La zone droite interrompt sa croissance depuis la bouche jusqu'au niveau de la branchie gauche ; la zone gauche, au contraire, prend un développement d'autant plus considérable, et le résultat de cette inégalité de croissance est le déplacement du complexe anal (anus, branchies, orifices urinaires et génitaux) en avant et sur le côté droit du corps. Si le déplacement en avant reste très peu prononcé, on a le stade correspondant aux Tectibranches ; mais la branchie, le rein et l'oreillette gauche de la forme ancestrale ont disparu ; si, au contraire, le déplacement se poursuit sans modification du complexe anal, l'anus arrive bientôt en avant au côté droit du corps, et ce stade, qui ne correspond à aucune forme connue, est marqué par l'apparition d'un nouveau processus qui a pour résultat de transporter l'anus sur la ligne médiane dorsale.

« Ce processus est celui qui correspond à la formation de la cavité palléale ; c'est alors, du moins, qu'il se manifeste avec la plus grande intensité, car les premiers indices d'une chambre palléale apparaissent beaucoup plus tôt, comme le prouve manifestement l'exemple des Tectibranches.

« Pendant une première partie du phénomène, le fond de la gouttière palléale, dans la partie qui renferme le complexe anal, se prolonge et se développe beaucoup en arrière et à gauche, et l'anus

finit par atteindre la ligne médiane dorsale; il occupe alors le fond de la chambre palléale, la branchie ancestrale gauche se trouvant maintenant du côté droit, et la droite du côté gauche, si bien que la commissure viscérale est croisée.

« De Prosobranches ainsi faits, nous n'en connaissons pas encore; mais il suffit d'admettre, pour arriver aux types dibranchiaux du groupe, que le développement de la chambre palléale se poursuit en arrière de l'anus et des branchies, tandis qu'il s'arrête partout ailleurs et notamment sur le plafond de la chambre palléale, et où les branchies se terminent en avant par un point libre qui correspond à la branchie ancestrale, la partie basilaire et fixée au manteau correspondant à des formations branchiales nouvelles. Les Prosobranches munis d'une seule branchie dérivent des types dibranchiaux, par atrophie de la branchie ancestrale gauche; cette branchie ayant disparu et la chambre palléale se développant fortement à gauche, l'anus et le rectum ont été rejetés sur la droite, comme on l'observe chez tous les Prosobranches monobranches.

« Bütschli observe, à juste titre, qu'on obtiendrait le même croisement de la commissure et la même asymétrie des Prosobranches, en admettant que les deux zones de croissance inégale, au lieu d'être localisées, ont frappé dans toute leur étendue les côtés correspondants du corps; mais, alors, l'asymétrie s'étendrait au manteau et au pied, qui sont cependant innervés d'une manière tout à fait symétrique par les ganglions palléaux et pédieux, et cela suffit pour faire rejeter cette seconde hypothèse.

« Bütschli établit, d'autre part, que les Prosobranches monobranches doivent être considérés comme des Prosobranches dibranchiaux à branchies droites atrophiées, et non comme des Tectibranches dont l'anus se serait déplacé un peu plus en avant; chez eux, en effet, la commissure viscérale est croisée autant au moins que celle des Prosobranches dibranchiaux, et les parties profondes de cette chambre sont asymétriquement innervées par des nerfs issus de la branche commissurale la plus voisine. »

Cette savante et laborieuse explication de Bütschli prouve une connaissance profonde des Mollusques, mais elle a, selon moi, un grave défaut. C'est une heureuse exposition de faits tirés de l'anatomie comparée, la constatation méthodique de faits bien observés, mais c'est une explication insuffisante et, malgré soi, on est amené à se demander *pourquoi se produisent cette inégalité de croissance et ce déplacement du complexe anal.*

Il n'est pas douteux que cet arrêt de développement d'un côté du corps suivant cette zone étroite représentée par la région infrapalléale, située entre la bouche et l'anus, puis ce déplacement de la chambre palléale d'arrière en avant et de droite à gauche, correspondent, comme le font remarquer MM. Bouvier et Fischer, à des faits embryogéniques constatés, non seulement par Bütschli, mais confirmés également dans les grandes lignes par le beau travail d'Erlanger[1] sur la Paludine; cependant, cette constatation importante de faits indéniables ne constitue pas une explication suffisante.

Mieux qu'aucun autre de ses devanciers, Bütschli a observé et groupé des faits, mais il ne me paraît pas avoir dégagé la cause efficiente de cet arrêt de développement et de ce déplacement de l'anus.

II

THÉORIE DE LANG SUR L'ASYMÉTRIE CHEZ LES GASTÉROPODES.

Lang a publié un important mémoire sur l'asymétrie chez les Gastéropodes[2] et il a le mérite d'avoir cherché le premier à expliquer cette asymétrie par une cause purement mécanique.

Cette théorie a eu trop de retentissement pour que nous ne l'exposions pas dans ses grandes lignes[3]. Cela nous permettra ensuite

[1] ERLANGER, *Zur Entwicklung von* Paludina vivipara (*Morph. Jahrb.*, t. XVII, 1891).

[2] LANG (Arnold), *Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden* (*Vierteljahrs. der Natur. Zürich*, 1892).

[3] Je suivrai, pour le développement de la théorie de Lang, l'excellent exposé fourni par Litz dans Carus, 1892.

d'indiquer les objections qu'elle a soulevées et de la réfuter à notre tour par des arguments qui n'ont pas encore été présentés.

Lang recherche la raison d'être de la migration du complexe palléal du côté droit et en avant, telle que Bütschli l'a décrite.

Comme point de départ de ses observations, il se sert d'un animal qui ressemble à la Patelle et qui a le complexe palléal et l'ouverture de la coquille placés sur son extrémité postérieure.

Dans le but d'amener une augmentation dans la protection du corps, lorsque la faculté de ramper est augmentée, la masse intestinale s'est allongée et à sa suite *la coquille.*

Comme celle-ci, abstraction faite des habitants de régions marécageuses (*Dentalium*), ne pouvait pas, pour des raisons pratiques, rester droite et perpendiculaire à l'axe du corps, elle devait pencher vers un côté quelconque.

Ceci ne pouvait se faire ni du côté antérieur, ni du côté postérieur. En effet, dans le premier cas, la bouche et les organes sensoriaux auraient été gênés dans leur fonctionnement et la locomotion s'en serait forcément ressentie ; dans le deuxième cas, la même difficulté aurait eu lieu vis-à-vis du complexe palléal.

La coquille ne pouvait donc pencher qu'à droite ou à gauche.

Par son poids, elle déplaça par poussée le complexe palléal, ce qui lui fournit la possibilité de se tourner vers le côté postérieur et de gagner ainsi une position plus favorable à la locomotion.

La chiastoneurie typique et la situation inverse du complexe palléal se trouvent réalisées, lorsque le complexe palléal est arrivé à se placer en avant et la coquille à se placer en arrière.

A la suite de la traction qui en résulte, la masse intestinale de la coquille finit par croître plus fortement dans le sens de la hauteur, de manière que la coquille se recourbe en avant et en dessous ; si bien que finalement, aussi longtemps que le point maximum et le point minimum de la croissance restent dans le même plan symétrique, la coquille s'enroule symétriquement sur un plan.

Si par contre, les deux points mentionnés sortent du plan symétrique, l'ensemble de leurs parties formera des lignes courbées en spirale et la coquille s'enroulera asymétriquement à droite ou à gauche en pas de vis.

Ce déplacement s'explique par la croissance de la coquille du côté gauche ou du côté droit, vers l'arrière, mais à condition que la coquille s'agrandisse à partir du bord du manteau et que le bord du manteau maintienne sa position vis-à-vis du corps tout entier.

Ces changements ont lieu naturellement en même temps. La forme des *Fissurelles* adultes, d'après Lang, ne s'oppose pas à cette manière de voir, car on doit les faire descendre de formes dont les coquilles sont contournées en spirale.

Par suite de l'inclinaison de la coquille vers le côté gauche, la moitié primitivement à gauche du complexe palléal est exposée à des conditions qui lui sont peu favorables, en raison de la pression, et elle s'atrophie.

Là où ce fait ne se réalise pas complètement (Diotocardiens), il est évident que la branchie droite doit représenter un état réduit (celle qui est primitivement la branchie gauche) ; cependant, dans ce cas, l'asymétrie peut, plus tard, arriver à s'effacer (*Fissurella*, *Sub-emarginula*).

La coquille, même alors qu'elle a déjà atteint l'extrémité postérieure de l'animal, continue sa croissance asymétrique, car l'asymétrie du complexe palléal reste constante, parce que la cavité du manteau est plus fortement développée sur le côté gauche (primitivement droit) que sur le côté droit.

Ce n'est que dans le cas où la croissance en hauteur est relativement minime et où la croissance périphérique est, par contre, fortement augmentée que l'on constate l'effacement complet de cette asymétrie et que la coquille prend la forme d'un godet.

La chiastoneurie ne se produit que dans les cas où le complexe

palléal franchit, sur le côté antérieur, la ligne médiane (Prosobranches) ; les autres formes restent orthoneures (Opistobranches, Pulmonés).

Chez des animaux nageurs, la coquille peut également s'enrouler en avant (*Nautilus*), surtout lorsque la coquille sert d'appareil hydrostatique.

Il est vrai que *Spirula* a également une coquille de ce genre, mais elle est rudimentaire, intérieure et n'a pas du tout, pour la position postérieure de la cavité du manteau, l'influence qu'aurait une coquille extérieure.

Telles sont dans les grandes lignes les causes de l'asymétrie interne des Gastéropodes, d'après Lang.

Comme le font remarquer MM. Bouvier et Fischer [1], « Arnold Lang accepte complètement les idées de Bütschli, *mais essaye de remonter aux causes premières et se demande le pourquoi des faits constatés.*

« Pourquoi le complexe palléal a-t-il quitté le côté postérieur de la forme ancestrale pour s'avancer à droite, et pourquoi ont disparu, dans un très grand nombre de formes, les organes qui occupaient le côté gauche de l'anus avant le déplacement de ce dernier ? »

Lang a posé nettement ces questions, mais y a-t-il heureusement répondu ?

MM. Bouvier et Fischer [2] semblent le croire pour la première et ils apportent même quelques indications à l'appui.

« Réduite aux proportions que nous lui donnons ici, l'hypothèse de Lang apparaît comme très rationnelle et conforme aux faits jusqu'ici connus. On sait, en effet, que les Gastéropodes les plus anciens, les Pleurotomaires, possèdent une coquille conique et enroulée en spirale ; d'autre part, les recherches embryogéniques ont montré

[1] Bouvier et Fischer, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves*, Crosse, Paris, 1892, p. 175).

[2] Bouvier et Fischer, *loc. cit.*, p. 176.

depuis peu que les Gastéropodes à coquille courte et symétrique, les *Fissurella* et les *Patella* notamment, commencent d'abord par avoir une coquille allongée et spirale. Le développement de la Paludine nous apprend en outre que la coquille primitive est d'abord large et peu convexe, et franchement dorsale, qu'elle s'allonge de plus en plus à mesure que l'anus se déplace en avant et en dessous ; enfin qu'elle commence à loger un sac viscéral encore très réduit, quand l'anus s'élève sur le côté droit, en même temps que la chambre palléale. »

Ils font cependant quelques réserves qui diminuent singulièrement l'importance de la force mécanique mise en évidence par Lang[1].

Ils pensent qu'en attribuant à la pression seule la disparition des parties gauches du complexe palléal primitif, Lang est dans l'erreur et que « la cause essentielle de la disparition de la partie gauche du complexe chez les Opistobranches est précisément le faible déplacement en avant et à droite du complexe lui-même. »

La disparition de la branchie droite (branchie gauche de la forme ancestrale) des Prosobranches est due, d'après eux, à l'enroulement dextre de la coquille, enroulement qui a pour résultat de réduire considérablement le côté droit de la chambre palléale et par conséquent d'atrophier plus ou moins les organes qui s'y trouvaient renfermés.

Pour ce qui a rapport à l'enroulement de la coquille, MM. Fischer et Bouvier se prononcent nettement contre l'explication de Lang.

Voici, en effet, les remarques qu'ils font à propos des explications que fournit Lang sur l'enroulement des coquilles asymétriquement spirales :

« L'hypothèse phylogénétique de Lang n'est pas rationnelle, parce qu'elle subordonne à tort, nous le verrons plus loin, l'asymétrie des organes à l'asymétrie de la coquille ; quant à l'hypothèse ontogénétique, elle ne nous paraît pas reposer sur des bases beaucoup plus

[1] Fischer et Bouvier, *loc. cit.*, p. 177.

sérieuses. Dans l'explication donnée par Butschli de l'enroulement de la coquille, on sait que le déplacement vers la gauche de l'axe de croissance asymétrique est la conséquence nécessaire de cette croissance asymétrique ; dans l'hypothèse ontogénétique de Lang, au contraire, on doit admettre que la croissance en longueur reste constamment symétrique par rapport à un axe, et qu'en outre il y a indépendance absolue entre cette symétrie de croissance et le déplacement de l'axe. Or, d'une part, la croissance en hauteur du bord palléal et de la coquille n'est nullement symétrique ; et, d'autre part, même en admettant que l'axe de croissance asymétrique soit réellement un axe de symétrie, on se demande pour quelle raison se déplacerait cet axe. Lang ne paraît pas avoir répondu à cette question, à moins qu'il ne considère le déplacement de l'axe comme la conséquence, et pour ainsi dire la condensation, dans un seul individu, du déplacement qui, d'après lui, a phylogénétiquement produit l'enroulement de la coquille. »

Les auteurs précédents n'ont pas été les seuls à montrer les points faibles de l'explication de Lang.

Dans un mémoire très récent [1], Ludwig von Plate, après avoir analysé l'hypothèse de Lang et avoir reconnu le mérite réel de la tentative d'explication formulée par l'auteur, dit nettement qu'il estime que les prémisses de l'hypothèse de Lang sont fausses et que les faits n'y sont pas présentés d'une manière satisfaisante.

Il divise la réfutation de l'hypothèse de Lang en quatre points principaux.

D'après lui, Lang part de données *qui, au point de vue physiologique, ne sauraient exister*.

Il semble, à Plate, impossible d'admettre physiologiquement que, dans la forme généalogique primitive, la coquille symétrique, en

[1] Ludwig von Plate, *Remarques sur la phylogénie et sur le développement de l'asymétrie chez les Mollusques*, Berlin, 1898.

forme de godet, puisse prendre une forme conique comme une coquille de Dentale et s'incliner ensuite vers la gauche.

Voici les raisons qu'il en donne :

Le sac intestinal de tout Mollusque ne se moule pas exactement dans l'intérieur de la coquille, du moins, lorsque l'animal n'est pas contracté dans l'intérieur de sa coque. Il y a du jeu et un certain espace libre.

Si la masse intestinale s'arrondit en avant et dans la direction médiane, elle doit être immédiatement refoulée vers l'arrière, parce que l'eau, pendant la reptation, presse d'avant en arrière sur la coquille et par conséquent sur la masse intestinale.

Il doit donc y avoir une traction sur le bord antérieur du manteau, qui doit stimuler la croissance et l'activité des glandes, ce qui amène une sécrétion plus considérable de substance coquillière en ce point.

Il en résulte forcément que la coquille doit se mouler, en ce point, contre la masse intestinale et former un apex symétrique et un peu incliné en arrière.

Si cette action continue, il doit se produire une coquille symétrique et dirigée en arrière et, en fin de compte, dans les cas propices, la coquille aura un enroulement discoïde ou nautiloïde. Jamais le Mollusque rampant ne peut prendre une forme semblable à celle représentée par Lang, dans laquelle la coquille conique est semblable à celle des Dentales, et s'incline sur le côté, à partir du milieu du dos.

Même en négligeant la position extrême où la coquille se dresserait perpendiculairement à l'axe longitudinal, déjà, le cas où la coquille formerait un angle droit avec le plan symétrique est impossible à admettre, pour la bonne raison que la même force qui, selon Lang, replacera plus tard la coquille sur la ligne médiane, est en activité depuis l'origine et ne permettrait, en aucun moment, une inclinaison latérale.

L'erreur de la déduction de Lang consiste donc, tout d'abord, d'après Plate, en ce que Lang veut faire provenir d'une masse intestinale qui s'est symétriquement développée la cause des formations asymétriques ultérieures. Plate constate que, dans le cas le plus favorable, il pourrait en résulter un enroulement discoïde et symétrique. Il constate, en outre, que si la coquille nautiloïde devenait tellement lourde, que la cavité du manteau fût gênée dans son fonctionnement, il n'y aurait d'autre issue pour la forme en question que de périr ou de vivre à la façon des Chitons par la formation de branchies circumpalléales.

Il concède cependant qu'à la rigueur il pourrait se produire un déplacement de la branchie et de l'anus, ce qui amènerait une certaine asymétrie mais insuffisante pour expliquer le développement des Zeugobranchiens et des autres Prosobranchiens.

Voici le premier argument de Plate contre l'explication de Lang.

A cette première objection, il en ajoute une seconde et constate que Lang tire ses prémisses de conclusions dont l'exactitude ne saute pas aux yeux et qu'il faudrait, par conséquent, étayer par une démonstration logique.

Si nous admettons, dit Plate, que la coquille en forme de cône allongé s'est penchée en arrière et obliquement par rapport à l'axe longitudinal du corps, en faisant un angle de 45 degrés à peu près, Lang a raison de dire qu'un tel animal, à moins d'être voué à une disparition certaine, doit redresser petit à petit sa coquille dans le plan symétrique. Cette action ne peut se produire que si l'animal la fait tourner en arrière et vers la droite dans un mouvement de retour. Il se produirait donc une traction asymétrique sur la moitié gauche du bord antérieur du manteau qui occasionnerait une légère torsion de la masse intestinale et de la coquille.

Par ce procédé, la coquille serait ramenée du côté droit, et, dans les cas tout à fait favorables, passerait même sur le côté droit, mais alors, se trouverait réalisé un état d'équilibre, comme il se présente effecti-

vement chez beaucoup de Tectibranches ; dès lors il n'y a pas de raison pour que le complexe palléal ne demeure, dès ce moment, dans une position stable.

Il faut remarquer en effet qu'il n'y a plus de tractions asymétriques exercées, ce qui doit amener la suppression de toute croissance asymétrique, et cependant, Lang prétend que cette croissance continuerait dans la suite, quoique la cause efficiente ait disparu.

Plate conclut de ce second argument que, même si les prémisses de la théorie de Lang étaient justifiées, elles ne pourraient servir qu'à expliquer la formation des Gastéropodes chez lesquels la cavité du manteau est latérale.

L'explication fournie par Lang de l'enroulement en pas de vis de la masse intestinale ne paraît pas plus satisfaisante à Plate ; il fait remarquer que l'enroulement ne dépend aucunement de la forme de la cavité du manteau, mais seulement de l'intensité de la croissance vers le haut sur les différents points du bord du manteau. Chez *Planorbis*, la cavité du manteau est asymétrique, et l'enroulement, à peu de chose près, symétrique. Dans *Siphonaria*, la cavité du manteau est fortement asymétrique et la coquille presque entièrement symétrique.

Le troisième argument présenté par Plate contre la théorie de Lang peut se résumer plus rapidement que les deux premiers, il n'en est pas moins convaincant — au contraire — et me paraît même le plus concluant. Il fait observer que la forme de la coquille des Mollusques ne s'accorde pas avec celle qu'on devrait trouver d'après la théorie.

Le nucléus (coquille larvaire), dit-il, montre, dans toutes les coquilles de Mollusques où il est conservé, *une direction tournante* très nette et cet enroulement se produit de si bonne heure qu'on a parfois besoin de l'agrandissement au vingtième pour le bien distinguer. Or, d'après la théorie de Lang, toute coquille de Mollusque devrait débuter par une petite pointe droite qui correspondrait au petit cône primitif, par la rotation duquel l'enroulement aurait lieu.

Enfin, comme dernier argument, Plate essaye d'établir que les faits fournis par l'ontogénie ne concordent pas avec la théorie de Lang.

Le plan dorsal de l'embryon, remarque l'auteur, se soulève, en effet, en forme de voûte et pourrait à la rigueur se comparer avec le prolongement conique dont parle Lang, mais cette voûte ne s'accroît pas en ligne droite et ne s'incline pas non plus vers le côté gauche. Elle forme dès l'origine une courbe spirale, ce qui s'explique d'ailleurs par la torsion du nucléus.

Il semble qu'après la longue analyse que je viens de présenter, d'après Ludwig Plate, il n'y ait plus rien à ajouter aux objections que soulève l'hypothèse de Lang. Je crois cependant que le sujet n'est pas épuisé et que l'on trouve une réfutation bien plus claire et bien plus facile en la soumettant au truchement des faits biologiques.

L'hypothèse de Lang pour expliquer l'asymétrie des Mollusques a pour facteur principal une cause mécanique. En effet, pourquoi, d'après lui, la coquille ne peut-elle pas se maintenir en place dans le plan symétrique?

C'est pour une raison d'équilibre, c'est parce que la pesanteur agit et la fait dévier.

La cause mécanique de Lang, dégagée de tous les accessoires de mots, est donc ici la pesanteur de la coquille et de ce qui la remplit.

Or, cela suppose que les Mollusques, au moment où l'asymétrie se produit, rampent sur le pied, la coquille tournée vers le haut, comme le font la plupart des Mollusques adultes. Cette supposition n'est pas fondée et les larves des Mollusques occupent une position tout à fait différente de celle des adultes. C'est à cela que les partisans de la théorie de Lang n'ont pas songé jusqu'ici et c'est ce qui me permet de montrer en quelques mots l'inanité de l'explication de Lang.

Par suite de la position dans laquelle les larves de Mollusques nagent et évoluent, il se trouve que l'asymétrie du Mollusque peut

se produire, non seulement indépendamment de l'action de la pesanteur de la coquille, mais en sens contraire de cette action, alors que la pesanteur devrait au contraire empêcher l'asymétrie de se produire.

Pour prendre un exemple, beaucoup de larves que j'étudierai plus loin nagent le voile en haut et la coquille pendant en arrière, et elles deviennent asymétriques et se tordent de 180 degrés, alors que le poids de la coquille devrait au contraire s'opposer à cette action.

Nous pouvons en conclure, avec une certitude absolue, que la cause principale de l'asymétrie et de la torsion du corps du Mollusque ne réside pas dans la cause mécanique indiquée par Lang.

III

RECHERCHES ET CONSIDÉRATIONS DE MM. FISCHER ET BOUVIER SUR L'ASYMÉTRIE DES MOLLUSQUES.

MM. Fischer et Bouvier ont publié un important mémoire sur l'asymétrie des Mollusques [1].

Ainsi que nous l'avons indiqué en exposant la théorie de Lang, ces savants adoptent les principales idées de cet auteur. Ils cherchent à les rendre acceptables, en introduisant quelques causes secondaires, pour suppléer à l'insuffisance de la cause mécanique principale à l'aide de laquelle Lang explique l'asymétrie des Mollusques.

Selon MM. Fischer et Bouvier, en effet, les Gastéropodes dérivent tous d'une forme symétrique primitive qui possédait en arrière, de chaque côté de l'anus, des branchies, des reins, des oreillettes, groupés en un complexe anal.

Chez les Mollusques rampants, la coquille se développa de plus en plus en hauteur et finit par se trouver en équilibre instable ; elle

[1] FISCHER et BOUVIER, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves, loc. cit.*, 1872.

prit une position inclinée latéralement pour ne pas gêner le fonctionnement des organes céphaliques et du complexe anal, du côté gauche pour les formes dextres, du côté droit pour les sénestres.

Cette position inclinée de la coquille amena le déplacement du complexe anal du côté opposé; et la coquille, dont la position latérale était peu favorable à la progression de l'animal, s'inclina de plus en plus en arrière. Le complexe anal s'arrêta assez en arrière chez les Opistobranches, un peu plus en avant chez les Pulmonés et atteignit, chez les Prosobranches, la partie antérieure et dorsale du corps.

La coquille primitive conique et symétrique fut déplacée en arrière dans l'axe du corps, grâce à l'action du muscle columellaire, et il se forma progressivement, par suite de la compression de la partie ventrale du péristome, une coquille symétrique, mais enroulée en spirale.

Enfin, lorsque le déplacement du complexe se fit sentir sur le manteau et la coquille, cette dernière s'inclina plus ou moins du côté droit, sa bouche comprima le bord correspondant du manteau, rendit asymétrique la croissance en longueur et donna naissance à une coquille hélicoïde.

On retrouve là, au moins dans les lignes priucipales, les idées de Bütschli et de Lang, et si le mémoire ne comprenait que ces idées théoriques, nous n'aurions aucune raison pour l'analyser longuement comme un travail de première importance ; mais il est doublé par l'exposé de recherches qui en augmentent singulièrement la valeur.

Dans la première partie du mémoire, les auteurs étudient, en effet, plusieurs questions importantes : l'enroulement des coquilles, l'influence régionale sur le mode d'enroulement des coquilles et, surtout, les relations entre le mode d'enroulement de la coquille et la position de l'orifice de l'animal.

Ce dernier chapitre me paraît particulièrement intéressant. Les

auteurs y constatent que, les observations morphologiques relatives aux Mollusques pulmonés à coquilles turbinées dextres ou sénestres ayant montré une concordance entre le mode d'enroulement et la position des principaux orifices de l'animal, le pneumostome, l'anus, la verge, etc., on s'est trop hâté de conclure et de considérer ceci comme une loi générale s'appliquant à tous les cas, et pouvant se résumer ainsi : « Chez les Gastéropodes à coquille dextre, les orifices sont placés à droite ; chez les Gastéropodes à coquille sénestre, les orifices sont placés à gauche. »

La loi ainsi formulée n'est pas vraie, d'après MM. Bouvier et Fischer, et, s'il y a une concordance générale, il y a aussi des exceptions à cette loi.

Pour le démontrer, ils citent les observations déjà faites soit par d'autres auteurs, soit par eux-mêmes, et examinent successivement les coquilles adultes, la position des orifices chez les Mollusques sans coquille, l'enroulement de la protoconque chez les Mollusques à coquille persistante et chez les Mollusques à coquille caduque, enfin, les relations entre l'enroulement de la coquille et celui de l'opercule.

Ils résument ensuite leurs conclusions dans un tableau où se trouvent exposés les divers cas de l'enroulement de la coquille avec la position correspondante des principaux orifices.

Dans une deuxième partie de leur travail, MM. Fischer et Bouvier étudient ensuite les relations entre le mode d'enroulement des coquilles et l'organisation interne.

Ils passent d'abord en revue les principales formes chez lesquelles l'asymétrie de la coquille est de même sens que l'asymétrie interne.

« C'est chez les Pulmonés, disent-ils, qu'on a constaté d'abord, grâce aux travaux de M. de Lacaze-Duthiers[1], une concordance

[1] DE LACAZE-DUTHIERS, *Du système nerveux des Gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation* (*Archives de zoologie expérimentale*, t. I, 1872).

remarquable entre les asymétries interne et externe, et c'est après avoir étudié un certain nombre d'animaux de ce groupe qu'on a voulu considérer cette concordance comme applicable à tous les Mollusques asymétriques.

« Chez la plupart des Gastéropodes pulmonés, les divers orifices (anus, orifice rénal, pneumostome, orifice génital) sont situés à droite dans les formes dextres, à gauche dans les formes sénestres, et un examen anatomique, même superficiel, permet de constater que les organes auxquels correspondent ces orifices se déplacent dans le même sens que ces derniers. Ces faits sont trop connus pour qu'il y ait lieu d'insister ici.

« Quoique moins frappante au premier abord, l'asymétrie existe aussi dans le système nerveux et reste soumise aux mêmes lois. Des trois ganglions qui se trouvent sur la commissure viscérale orthoneure de ces animaux, c'est le ganglion antérieur droit qui innerve le pneumostome chez les formes dextres (*Limnæa*, *Auricula*, *Helix*) et c'est celui du côté opposé chez les formes sénestres. Les Pulmonés aquatiques se prêtent mieux que les Pulmonés terrestres à la constatation et à l'étude de cette asymétrie interne, car leurs centres nerveux viscéraux sont très distincts sur la commissure viscérale et ils sont en relation, sur le bord du pneumostome, avec un organe sensoriel spécial ; cet organe est rattaché, par le gros nerf du pneumostome, avec le ganglion droit correspondant, et ce dernier est beaucoup plus gros que celui du côté opposé. Chez les Pulmonés terrestres, au contraire, les centres viscéraux sont très condensés et l'organe sensoriel spécial fait défaut ; mais une étude comparative des nerfs et des ganglions montre que l'asymétrie du système nerveux ne diffère pas, au fond, de celle des Pulmonés aquatiques.

« Quoique admis depuis longtemps dans le domaine scientifique, ces faits nous ont paru dignes d'être vérifiés chez certaines espèces jusqu'ici peu connues ou incomplètement étudiées. »

MM. Fischer et Bouvier constatent ensuite la même concordance entre l'asymétrie de la coquille et l'asymétrie interne chez les Pro-

sobranches, en s'appuyant sur les recherches de Ihering, sur quelques exemplaires sénestres de *Buccinum undatum* et sur leurs propres recherches, qui ont porté sur le *Chrysodomus contraria* et le *Fulgur perversum*.

Ils étudient ensuite les formes chez lesquelles l'asymétrie de la coquille ne concorde pas avec l'asymétrie interne, d'abord chez les Opistobranches.

« Leur coquille embryonnaire est nautiloïde ou sénestre ; mais plus tard, chez les formes qui conservent leur coquille, cette dernière devient rigoureusement dextre.

« Chez tous les Opistobranches d'ailleurs, qu'ils soient nus ou protégés par une coquille, l'asymétrie des organes internes est dextre, comme le prouvent les caractères, depuis longtemps connus, du système nerveux, du tube digestif et des organes génitaux.

« Chez les Pulmonés, les *Oncidiella* possèdent une coquille embryonnaire symétrique ou sénestre, et cependant présentent une asymétrie interne dextre, comme le prouvent les recherches de Joyeux-Laffuie sur l'*Oncidiella celtica*. Quelques autres Pulmonés à coquille dextre persistante présentent une asymétrie interne sénestre en rapport avec la position remarquable de leurs divers orifices ; nous avons vu plus haut, en effet, que le *Pompholyx effusa*, Dall, et le *Choanomphalus Maacki*, Gerstfeldt, ont les orifices anal et génitaux du côté gauche. »

La preuve ne paraît pas bien concluante, puisque, selon les auteurs, la coquille est successivement sénestre et dextre.

Les exemples qu'ils citent, chez les Pulmonés et les Ptéropodes, ne sont guère plus concluants.

Enfin ils citent parmi les Prosobranches les *Ampullariidæ*.

« Tous les Prosobranches sénestres ne se font pas remarquer, comme le *Chrysodomus contraria* et le *Fulgur perversum*, par une concordance absolue entre l'asymétrie de la coquille et l'asymétrie interne ; les

[1] J. Joyeux-Laffuie, *Organisation et développement de l'Oncidie* (*Archives de zoologie expérimentale*, t. X, 1882).

Ampullaridæ sénestres, comme l'un de nous l'a montré[3], présentent, en effet, la même asymétrie interne que les *Ampullaria* dextres. »

Ces dernières observations les ont amenés à formuler dans leurs conclusions les remarques suivantes :

« Dans la plupart des cas observés jusqu'ici, les coquilles réellement dextres correspondent à des animaux dextres et les coquilles sénestres à des animaux sénestres. Mais, chez les animaux dextres comme chez les animaux sénestres on peut trouver, soit une coquille absolument symétrique dès le début de la vie embryonnaire, soit une coquille dont l'asymétrie est inverse de celle de l'animal (animaux ultra-dextres et ultra-sénestres).

« En d'autres termes, *l'asymétrie de la coquille n'exerce aucune influence sur l'asymétrie interne de l'animal, mais l'asymétrie de l'animal exerce le plus souvent une influence sensible sur l'asymétrie de la coquille.* Cette influence est d'ailleurs très légère, et comme il suffit que la coquille s'incline à droite ou à gauche pour devenir asymétrique, il n'est pas étonnant de constater qu'il existe des Mollusques univalves dont l'asymétrie interne n'est pas de même sens que l'asymétrie externe. »

MM. Fischer et Bouvier établissent donc une différence entre deux ordres de faits que je crois également absolument différents : d'une part l'asymétrie de la coquille et d'autre part l'asymétrie de l'animal ; mais j'arriverai à la même conclusion dans le cours de ce travail par des considérations tout autres.

Dans le mémoire que je viens d'analyser, les auteurs se ralliaient à l'hypothèse de Bütschli au point de vue de l'origine commune des Prosobranches et des Opistobranches, et admettaient que les Opistobranches se distinguaient des Prosobranches par suite d'une torsion moins considérable du complexe anal qui se serait arrêté sur le côté droit, de façon à ce qu'au lieu d'un système nerveux à com-

[1] E.-L. Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches* (*Annales des sciences naturelles*, 7e sér., t. III, p. 100-102, 1887).

missure croisée, on avait seulement un système nerveux euthyneure.

Mais M. Bouvier[1] a, plus tard, modifié cette façon de voir en étudiant l'*Actæon*.

Il cherche à démontrer que l'*Actæon* présente des caractères de transitions entre les deux groupes et dit :

« L'*Actæon* nous montre que les Euthyneures ont été d'abord Streptoneures comme les Prosobranches et que l'euthyneurie qui les caractérise est le résultat d'un déplacement secondaire de gauche à droite. Etant Prosobranches, les ancêtres des Euthyneures ont été caractérisés par un déplacement de 180 degrés de l'appareil branchio-anal; chez leurs descendants, un mouvement s'est produit en sens inverse, ramenant la branchie et l'anus à droite et détruisant en même temps la torsion en 8 de chiffre du système nerveux. » L'auteur remarque, en outre, que ce déplacement rétrograde a été lié à une réduction progressive de la coquille chez les Opistobranches, et il termine en disant « qu'il ne voit pas encore quelle est la raison du déplacement rétrograde de l'appareil branchio-anal chez les Euthyneures, mais qu'il est fort possible qu'il ait été occasionné par l'hermaphroditisme de l'animal ».

Cette conception que les Euthyneures ont d'abord été des Streptoneures est généralement adoptée par les auteurs les plus récents. Je ne crois pas, pour mon compte, qu'elle corresponde à la réalité des faits et je m'efforcerai de le démontrer dans le courant de ce travail, en me basant sur l'embryogénie.

Même si l'*Actæon*, ce qui me paraît insuffisamment démontré, était un ex-Chiastoneure devenu par détorsion un Orthoneure, cela ne suffirait pas à prouver que tous les Opistobranches sont des ex-Chiastoneures et il y aurait lieu de se demander si l'on ne se trouve pas en face d'un fait de régularisation exceptionnelle.

Je ne crois pas, pour des raisons tirées de l'étude du développe-

[1] Bouvier, *Observations sur les Gastéropodes opistobranches de la famille des Actæonides* (*Bulletin de la Société philomatique*, Paris, 8e sér., t. V).

ment, que les Opistobranches et les Pulmonés puissent être considérés comme des Chiastoneures détordus.

Pour que les Opistobranches soient des détordus, au moins à la façon dont l'entendent les auteurs, il faudrait que leur torsion larvaire soit plus complète que la torsion de l'adulte. Or l'étude attentive du développement me semble prouver le contraire.

M. Bouvier, dans son beau travail sur le système nerveux des Prosobranches [1], avait cru trouver le passage [2] entre les Prosobranches et les Opistobranches, séparés selon moi par un fossé profond, à l'aide du groupe des Orthoneuroïdes qu'il avait créé ; j'ai démontré qu'il y avait là une erreur et que l'orthoneuroïde *Nerita* restait un Chiastoneure. M. Bouvier s'est d'ailleurs rallié à cette opinion.

Il voudrait maintenant se servir de l'*Actæon* pour passer du Prosobranche à l'Opistobranche, je crois que ce pont est aussi fragile que le premier.

J'essayerai de démontrer plus loin que le Chiastoneure et l'Orthoneure dérivent d'une forme larvaire symétrique, mais qu'ils diffèrent fondamentalement, parce que le Chiastoneure subit une *torsion larvaire complète*, tandis que l'Orthoneure subit une simple *déviation larvaire*.

IV

L'ASYMÉTRIE DES GASTÉROPODES, D'APRÈS M. PELSENEER.

M. Pelseneer a traité de l'asymétrie des Gastéropodes dans plusieurs de ses mémoires et a récemment résumé son opinion à ce sujet.

Il constate tout d'abord un fait sur lequel j'insisterai tout particulièrement dans ce travail : jusqu'au stade trochosphère, la larve des Gastéropodes est strictement symétrique, et ce n'est qu'ultérieure-

[1] E.-L. Bouvier, *Système nerveux*, etc., *loc. cit.*

[2] Louis Boutan, *le Système nerveux de* Nerita polita (***Archives de zoologie expérimentale et générale***, t. III, 1893).

ment que commence la torsion d'où résulte l'asymétrie caractéristique des Gastéropodes adultes.

Il distingue également une première torsion ou torsion ventrale « qui, dit-il, est un phènomène général dans l'embranchement des Mollusques ». Elle a pour résultat de rapprocher les deux extrémités du tube digestif.

« En effet, dit-il[1], dans le développement des Gastéropodes, l'ouverture de la cavité palléale est toujours d'abord postérieure, comme dans les Mollusques symétriques; puis, elle est ramenée en avant ventralement, comme dans les Céphalopodes, Scaphopodes et nombreux Lamellibranches. »

Malgré les critiques mal fondées, selon moi, auxquelles a donné lieu la mise en lumière de ce fait important, je crois qu'il était très nécessaire de le préciser comme l'a fait l'auteur. Cependant, à mon avis, pour rendre les choses plus claires, il vaut mieux substituer au mot de *torsion* celui de *flexion* proposé par M. Amaudrut[2], car, ici, il y a simplement flexion ou courbure dans un même plan.

« Pendant cette torsion ventrale, ajoute M. Pelseneer, se produit l'enroulement du sac viscéral et de la coquille. Primitivement, cette dernière était en forme d'écuelle ; mais la torsion ventrale (rapprochant les deux extrémités du tube digestif) ayant donné à la masse viscérale, et au manteau qui la recouvre, la forme d'un dé à coudre ou d'un cône plus ou moins aigu, la coquille a pris également cette forme. »

Ici, à mon avis, M. Pelseneer prend l'effet pour la cause ; si l'anus s'est rapproché de la bouche, c'est vraisemblablement une conséquence de l'évagination conchylienne, et du développement de la coquille et du manteau.

Il ajoute ensuite : « La coquille s'est ensuite enroulée sur le dos

[1] Paul Pelseneer, *Traité de zoologie*, Rueff, Paris, 1897, fasc. XVI, Mollusques.
[2] A. Amaudrut, *la Partie antérieure du tube digestif*. Masson, 1898.

ou en avant, c'est-à-dire que son enroulement est exogastrique, ainsi qu'on l'a constaté dans *Patella* et *Fissurella.* »

M. Pelseneer fait probablement allusion ici au travail de Patten sur le développement de la Patelle et à nos propres recherches sur la Fissurelle ; je crois qu'il a mal interprété les faits, ainsi que j'essayerai de le démontrer dans le cours de ce mémoire.

A la suite de ce qu'il a appelé la *torsion ventrale*, M. Pelseneer, adoptant les idées de Bütschli, signale une torsion latérale, subsidiaire à la torsion ventrale primitive, devenue insuffisante pour rapprocher les deux extrémités du tube digestif.

« En effet, dit-il, le développement en longueur de la face ventrale reptatrice (primitivement très courte) fait ultérieurement obstacle à ce rapprochement, car il tend de nouveau à écarter de la tête l'ouverture palléale avec les orifices anal, rénaux et les organes respiratoires. Ce rapprochement se fait donc forcément par une torsion latérale, dans un plan sensiblement perpendiculaire au plan de la première torsion. C'est alors cette seconde torsion latérale, exécutée par toute la partie contenue dans la coquille (la masse céphalo-pédieuse étant fixe), qui amène l'ouverture palléale et l'anus d'arrière en avant. »

Je me rallie pleinement à cette interprétation de M. Pelseneer ; en indiquant le pied comme l'obstacle qui amène la torsion latérale, il me paraît avoir entrevu la cause principale de la torsion du corps chez un grand nombre de Mollusques. C'est, en effet, l'antagonisme de croissance entre la coquille et le pied, qui me paraît être la cause principale des phénomènes d'asymétrie constatés chez les Gastéropodes.

Comme MM. Fischer et Bouvier, il explique ensuite que les Opistobranches et les Pulmonés ont subi une détorsion, ce que je ne puis admettre pour des raisons données plus haut.

« Par détorsion en sens contraire, dit-il, l'anus et le complexe circum-anal, sauf l'orifice génital, peuvent se reporter secondaire-

ment en arrière. Cette tendance à la détorsion peut s'observer exceptionnellement parmi les Streptoneures; mais elle est surtout caractéristique pour l'ensemble des Euthyneures où, lorsqu'elle est poussée à l'extrême comme dans *Pterotrachea*, elle est également accompagnée de réduction ou disparition du manteau et de la coquille, et d'opistobranchialisme. Dans les Opistobranches et Pulmonés les moins spécialisés, la détorsion n'est pas tout à fait complète et l'ouverture palléale n'est reportée que sur le côté; mais, dans les formes plus spécialisées, l'anus, avec la cavité palléale si elle est conservée, se trouve entraîné à l'extrémité postérieure. Une symétrie extérieure secondaire est ainsi reconstituée. La commissure viscérale subit également la détorsion chez les Euthyneures, et n'est plus manifestement croisée que chez les *Actæon.* »

En terminant ce résumé des idées de M. Pelseneer sur la question, je rappellerai que la torsion ventrale constatée par lui et que je désigne sous le nom de *flexion ano-pédieuse*, n'a pas été admise par tous les auteurs, et que Gœtte en particulier a vivement critiqué cette manière de voir.

Gœtte s'appuie, pour combattre la généralité de la torsion latérale, sur l'exemple de *Patella* et de *Fissurella;* mais je crois qu'il a mal interprété les faits et qu'il a oublié de tenir compte de la date à laquelle se produisent ces phénomènes.

Évidemment, la torsion ventrale (flexion ano-pédieuse) n'est pas également prononcée chez tous les Mollusques. Quelquefois, l'anus ou les cellules anales, qui indiquent la place de l'anus, se forment très près du pied, mais on ne doit pas perdre de vue que la position de l'anus dans la jeune larve dépend de la quantité de réserve nutritive que contient l'œuf. Lorsque l'anus naît près du pied, il est évident que l'anus ne peut guère se rapprocher du pied, puisqu'il en est déjà presque au contact de l'organe en voie de formation; mais le phénomène de flexion, pour être virtuel, n'en existe pas moins, par suite du développement relatif des autres organes.

Cependant le travail de Gœtte a le mérite d'avoir attiré l'attention sur ce fait que, chez *Paludina*, *Nassa* et *Planorbis*, le rapprochement de l'anus vers la bouche peut se produire en même temps qu'une poussée asymétrique de l'anus vers la droite ou vers la gauche, alors que l'anus semble encore assez loin du pied. Mais ce fait, qui paraît contraire à l'idée de l'intervention du pied et de la coquille dans le déplacement de l'anus, correspond à une apparence et non pas à une réalité, ainsi que nous essayerons de le faire voir plus loin.

V

ÉTUDE DE LA TORSION CHEZ LES GASTÉROPODES PAR M. A. AMAUDRUT.

M. A. Amaudrut[1], dans un important travail sur la partie antérieure du tube digestif chez les Mollusques gastéropodes, a consacré le dernier chapitre de son mémoire à l'étude de la torsion et de la détorsion chez ces animaux.

Il commence avec raison par préciser les termes qu'il va employer :

« Nous prenons, dit-il, une jeune tige de bois flexible, nous la plions de manière à lui faire prendre la forme d'un U et nous maintenons cette forme à l'aide d'un fil qui réunit les deux extrémités. Après avoir orienté la tige dans un plan vertical, nous fixons l'extrémité B de la branche supérieure. Saisissant ensuite la tige avec des tenailles en un point de cette branche supérieure, nous faisons exécuter aux tenailles un mouvement de rotation de 180 degrés en sens inverse du mouvement des aiguilles d'une montre ; nous tordons ainsi la branche CB de 180 degrés et nous remarquons que la branche inférieure CA exécute un mouvement de rotation de 180 degrés et vient se placer dans le même plan vertical, mais au-dessus de CB. Répétons l'expérience en plaçant un poids convenable en un point P de la branche CA : nous constaterons qu'après avoir tourné

[1] M.-A. AMAUDRUT, *la Partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes*, Paris, thèse présentée à la Faculté des sciences de Paris, Masson, 1898.

les tenailles de 180 degrés, la branche CA n'est pas revenue dans le plan vertical. Elle a pris une direction irrégulièrement oblique d'arrière en avant, de bas en haut et de gauche à droite, la région voisine du point P s'étant rapprochée de CB. Cette disposition BCPA est précisément celle que présente le tube digestif de la majorité des Prosobranches.

« Le point C marque la limite extrême de la torsion ; il correspond à la partie postérieure des poches œsophagiennes ou de leurs homologues, et, comme l'examen de ces organes nous a montré que leur torsion a été de 180 degrés, nous en concluons que tout point situé en avant de C a subi une torsion de moins de 180 degrés, que ce point appartienne au contenant ou au contenu. »

Après cette constatation importante et nécessaire, M. Amandrut se rallie à l'idée de la torsion ventrale de Pelseneer et à celle de la torsion latérale ; conformément à sa définition, il emploie le mot de *flexion ventrale* pour la première et conserve le nom de *torsion* pour la seconde. Il y a avantage à adopter le terme de *flexion*, proposé par M. Amaudrut pour remplacer le mot impropre de *torsion ;* mais, comme je l'ai indiqué dans l'exposé des idées de M. Pelseneer, je crois qu'il est préférable d'employer le terme de *flexion ano-pédieuse* au lieu de *flexion ventrale*[1].

M. Amaudrut fait ensuite une remarque très importante à propos de la torsion latérale, qui lui paraît avoir été mal comprise par les auteurs :

« Dans les différentes théories que je viens de passer en revue, les auteurs n'ont envisagé que le complexe anal et la commissure viscérale, et n'ont tenu aucun compte des organes contenus dans la cavité antérieure du corps et des parois mêmes de cette cavité. Nous avons vu, dans les différents chapitres de ce travail, que la partie

[1] La flexion porte en effet sur une partie qui peut devenir complètement dorsale. Le mot *ventrale* est donc impropre pour la désigner et peut établir une confusion qu'il importe d'éviter.

antérieure du tube digestif présente toujours une torsion de 180 degrés, qu'il en est de même des glandes salivaires; dans tous les cas où ces organes sont restés en arrière des centres nerveux, et que l'aorte antérieure passe obliquement de gauche à droite sur l'œsophage, en arrière des poches œsophagiennes ou de leurs homologues. Tous ces faits constituent un facteur important dont on doit tenir compte pour expliquer l'asymétrie des Mollusques, et on peut se demander, dès maintenant, *si le déplacement du complexe anal est la cause de la torsion des organes de la cavité antérieure, ou si, au contraire, il n'en est que la conséquence.* »

Si les conclusions du travail que je présente sont justes, je puis répondre à l'auteur que le déplacement du complexe anal n'est pas plus la cause de la torsion des organes de la cavité antérieure, qu'il n'en est la conséquence; il y a là deux phénomènes en quelque sorte parallèles, résultant d'une cause mécanique indépendante de ces phénomènes.

Je crois nécessaire d'insister particulièrement sur la façon dont M. Amaudrut pense que le type Prosobranche a été réalisé ; car il a, selon moi, mieux qu'aucun autre auteur, entrevu la cause principale et a été tout près de l'élucider, sans cependant être arrivé complètement à la dégager :

Le type Prosobranche aurait été réalisé, d'après lui :

« 1° Par une flexion ventrale d'arrière en avant ayant pour conséquence de faire prendre au corps et au tube digestif la forme d'un U, dont les deux branches seraient dans un même plan vertical (stade Céphalopode);

« 2° Par une torsion de la branche supérieure de l'U, c'est-à-dire de la région qui correspond actuellement à la cavité antérieure du corps. La cause de cette torsion ne devant être cherchée que dans l'effort que fait l'animal pour dégager son anus et ses branchies de la position défavorable dans laquelle les a placés le développement de la région postérieure du pied, elle ne saurait être attribuée à un

accident fortuit; mais, comme le fait remarquer M. Perrier[1], au besoin de respirer, besoin qui a fait naître l'effort, et, par suite, fait intervenir la volonté de l'animal. La région antérieure du corps étant innervée par des nerfs volontaires, les premières manifestations de la volonté, et par suite, de la torsion, ont dû porter sur elle. »

Je crois que M. Amaudrut a raison de chercher la cause de cette torsion dans un effort de l'animal; mais que ce soit un effort volontaire, ceci me semble plus discutable (la volonté d'un embryon de quelques heures, je ne sais pas trop ce que c'est). Quant à dégager ses branchies, ceci me paraît peu soutenable; car, au stade où la torsion se produit, les branchies n'existent pas même à l'état de rudiments, et, malgré la remarque de M. Perrier, il me semble impossible de faire intervenir le besoin de respirer, puisqu'il n'y a pas eu ce stade d'organes respiratoires localisés au niveau de l'anus.

Revenant ensuite sur l'hypothèse de Bütschli, M. Amaudrut fait remarquer très justement que l'accélération de croissance du côté gauche du corps est la conséquence de la torsion au lieu d'en être la cause; selon lui, le côté gauche de la forme ancestrale représente le côté droit de la forme ancestrale et réciproquement, à partir seulement d'une région assez éloignée de la tête; cette tête, ainsi que le pied, n'ayant pas pris part à la torsion. Cette remarque me paraît tout à fait conforme à la réalité.

Dans la dernière partie de son chapitre, l'auteur étudie ensuite la commissure viscérale et cherche à démontrer géométriquement que les ganglions palléaux de la forme hypothétique primitive devaient

[1] Ed. PERRIER, *Traité de zoologie*, 1897, p. 2072 : « Tout se passe comme si l'animal, stimulé par le besoin de respirer, contractait disymétriquement ses muscles en prenant sa sole pédieuse et sa région céphalique comme points d'appui, pour amener l'ouverture de sa chambre brachiale à la position la plus favorable. On remarquera avec quelle netteté la doctrine de Lamarck explique les phénomènes de torsion si singuliers au premier abord et la dissymétrie si accusée que présentent les Gastéropodes. »

coïncider avec la partie supérieure des cordons palléaux du Chiton. En se basant sur ses études de l'aorte, il conclut que la forme ancestrale devait être pourvue de deux cœurs et devait avoir aussi deux aortes, une à droite et une à gauche.

Chez les Prosobranches actuels, l'aorte gauche aurait disparu en arrière et se serait fusionnée avec l'aorte droite dans sa région moyenne.

Dans la deuxième partie de son étude, M. Amaudrut cherche à expliquer le phénomène de détorsion qui aurait produit l'Opistobranche.

Il se rallie à l'opinion de Bouvier, que nous avons analysée précédemment, et il ajoute :

« L'opinion de Bouvier est admise par le plus grand nombre des malacologistes ; mais il n'est pas à ma connaissance qu'une tentative ait été faite pour expliquer la cause de cette détorsion. C'est le but que je me propose dans ce qui suit.

« Chez les Opistobranches à système nerveux incomplètement détordu, à anus et à branchie situés latéralement à droite, il reste encore des organes qui ont conservé la place qu'ils ont acquise par la torsion. Le gésier, les glandes salivaires, l'aorte, sont encore aussi nettement tordus chez *Bulla*, *Scaphander* et *Aplysia*, que chez les Prosobranches typiques. Cette division des organes en deux groupes me servira de point de départ pour expliquer les causes probables de la détorsion.

« Quelle que soit la théorie admise pour la torsion, on comprendra difficilement qu'ayant réussi, après une longue évolution, à placer ses organes dans d'excellentes conditions pour l'accomplissement de leurs fonctions, l'animal se soit repris brusquement à les ramener dans les conditions primitivement défavorables. La cause nous apparaît donc comme accidentelle, en tout cas, indépendante de la volonté de l'animal.

« Du reste, la position des organes détordus des Tectibranches ne

nous permet pas de les considérer, avec Pelseneer[1], comme les conséquences « d'un mouvement de sens contraire à la torsion ».

« En effet, dans *Bulla*, *Scaphander*, *Aplysia*, le ganglion sous-intestinal occupe toujours, à droite de l'œsophage, la position normale qu'il présente chez les Prosobranches ; le ganglion sus-intestinal seul s'est déplacé pour venir occuper le côté droit, ce qui nous permet de dire aussi que, seule, la branche sus-intestinale de la chiastoneurie est détordue. »

Si j'ai bien compris la pensée de M. Amaudrut, la détorsion dont il est question ici ne correspondrait pas à un mouvement en sens inverse de celui qui avait causé l'asymétrie, mais à un déplacement progressif de certains organes seulement, et voici comment il résume les phases successives par lesquelles le Prosobranche se serait transformé en Opistobranche :

« On peut résumer en quelques mots les phases successives par lesquelles le Prosobranche s'est transformé en Opistobranche : atrophie du sommet de la coquille, élargissement et aplatissement du dernier tour, tassement des organes du tortillon, leur tendance à envahir la base de la coquille et à refouler, d'arrière en avant, le cœur, la branchie, le rein. Déformation et atrophie de la cavité respiratoire, qui, peu à peu, a été remplie par les organes postérieurs. Le remplissage intéressant d'abord le fond et le côté gauche de la cavité, où elle ne rencontrait pas d'obstacle, grâce à l'aplatissement de la coquille. L'anus, l'orifice génital et la partie antérieure non atrophiée de la branchie se sont déplacés d'avant en arrière, en longeant le côté droit ; attirés, d'une part, par le déplacement de la cavité respiratoire et refoulés, d'autre part, par les organes qui tendaient à prendre leur place. Sous la double influence de la poussée des organes du tortillon et du déplacement de la branchie, l'axe auriculo-ventriculaire du cœur a exécuté simultanément un mouvement de translation d'arrière en avant vers la droite et un mouve-

[1] Pelseneer, *loc. cit.*, p, 132.

ment de rotation de 180 degrés dans le sens des aiguilles d'une montre, ce dernier ayant pour conséquence la transformation du type Prosobranche en Opistobranche. »

Je n'insisterai pas longuement sur cette explication de M. Amaudrut de la détorsion, puisque je ne crois pas à ce phénomène, ainsi que je l'ai indiqué précédemment; cependant, je ferai remarquer que si l'atrophie du sommet de la coquille et le tassement des organes du tortillon était la cause réelle de la formation de l'Opistobranche, ces phénomènes auraient dû transformer la Patelle et tous les animaux à coquille patelliforme en Opistobranches, ce qui n'a pas eu lieu, à ma connaissance.

VI

LE DÉVELOPPEMENT DE LA *CREPIDULA*, PAR E.-G. CONKLIN.

E.-G. Conklin[1] a publié plusieurs travaux sur le développement de la *Crepidula* et, enfin, un gros mémoire résumant ses recherches de plusieurs années.

Dans ce remarquable travail, l'auteur s'est proposé d'étudier la généalogie des cellules produites par la segmentation de l'œuf et de déterminer ce qu'il appelle heureusement les *lignées cellulaires.*

Partir de la première cellule, suivre pas à pas leurs divisions et voir quels groupes de cellules constituent les rudiments d'organes, ce n'était pas seulement un travail de patience, mais en même temps une œuvre dont on pouvait attendre les renseignements précieux et la solution d'un grand nombre de questions encore douteuses.

Nous avons le regret de constater qu'il n'en est pas ainsi, et il est à craindre que l'auteur n'ait été égaré dans ses conclusions par des idées préconçues.

A la suite de la segmentation se produit un premier plan trans-

[1] E.-G. Conklin, *The embryology of Crepidula*, Boston, 1897.

versal, puis un second à peu près perpendiculaire au premier. Il se forme ainsi quatre blastomères : A, B, C, D, dont chacun fournit des groupes successifs de quatre macromères, les quartettes de Conklin. Au stade 16, il y a donc quatre macromères et trois lots de quatre micromères représentant la couche ectodermique (les trois premiers quartettes). Le premier de ceux-ci forme la vésicule supérieure ou hémisphère supérieur de la larve (cerveau, organe sensitif apical, partie du voile). Le second forme la plus grande partie du voile, la glande coquillière et une portion du pied. Le troisième, dont l'auteur n'a pu suivre la destination d'une manière aussi précise, forme la plus grande partie de l'hémisphère inférieur.

Après l'exposé des faits cités plus haut, M. Yves Delage [1], dans une analyse du travail de Conklin, écrit les lignes suivantes :

« Tout cela, on l'avouera, n'est guère en faveur de la mosaïque vers laquelle penche l'auteur. Pour que celle-ci fût vérifiée, il faudrait que chaque groupe cellulaire provenant d'un blastomère donné correspondît à un organe donné ou à un groupe d'organes ; il faudrait que les plans de segmentation séparassent, en même temps que les blastomères, les organes principaux de l'adulte. Or, il n'en est rien, les masses cellulaires qui forment les organes ne correspondent pas du tout aux blastomères des stades jeunes ; les surfaces de réparations des organes ne correspondent nullement aux plans de segmentation : le velum, par exemple, emprunte ses éléments au premier quartette, partie au second ; le pied provient partie du premier, partie du second, et ainsi des autres. »

Cette partie du mémoire, ainsi que les considérations sur le caractère alternativement dexiotrope et léiotrope de la segmentation, ne rentrant pas dans notre sujet, nous renverrons, pour cette partie, au mémoire de l'auteur ou, pour le résumé, à l'*Année biologique ;* mais ce qu'il est important pour nous de noter, ce sont les constatations de Conklin à partir du stade gastrula :

[1] *Année biologique*, 1898, t. XXIII, Schleicher, éditeur, Paris.

« La gastrula est d'abord entièrement symétrique. C'est seulement au moment de la formation du cinquième quartette, lorsque les trois premiers quartettes ont déjà donné de très nombreuses cellules, que l'asymétrie typique du Gastéropode turbiné se montre par le fait que, les micromères fournis par les macromères antérieurs A et B étant égaux entre eux comme tous ceux des stades précédents, ceux des macromères postérieurs B et C sont inégaux, celui de droite étant plus grand ou moins ventral, en sorte que le côté gauche de la gastrula est, à partir de ce moment, plus court que le droit, et c'est là le point de départ de l'asymétrie future de l'animal. »

Sans aucun doute, si les observations de Conklin se vérifient pour d'autres Mollusques, les auteurs qui voudront démontrer que je me suis trompé en considérant comme la cause mécanique principale de l'asymétrie des Gastéropodes l'antagonisme de croissance de la coquille et du pied, trouveront là leur meilleur argument. On doit observer en effet que, si l'asymétrie se prononce chez les Mollusques avant que l'antagonisme de la coquille et du pied se soit établi, cette action réciproque du pied et de la coquille passe au rang de cause secondaire ; c'est tout au plus un adjuvant, mais ce n'est plus le facteur principal de la torsion du Mollusque.

J'aurais donc renoncé à considérer comme cause mécanique principale l'action réciproque du pied et de la coquille, si je pensais que l'observation de Conklin ne pouvait s'interpréter, dans le cas où elle serait entièrement confirmée, comme un caractère acquis par un retour en arrière, par un rappel ontogénétique.

VII

HYPOTHÈSE DE LUDWIG VON PLATE.

Ludwig von Plate[1] a fait, récemment, un important mémoire sur la phylogénie et sur le développement de l'asymétrie chez les Mol-

[1] LUDWIG VON PLATE, *Phylogénie et développement de l'asymétrie chez les Mollusques* (*Sitzung. der Berliner gesellschaft. der Natur. Freunde*, 1898).

lusques. Quoique je ne puisse me rallier à ses conclusions, je me plais à reconnaître qu'on se trouve en face d'un auteur qui a certainement observé autre part que dans son cabinet de travail et qui cherche à tirer ses conclusions de faits bien observés.

C'est ainsi qu'après avoir énuméré et discuté les caractères qui lui semblent primitifs dans le Chiton, il constate un certain nombre de modifications secondaires dues à l'habitat.

Pour ce qui est des Gastéropodes, deux faits, d'après l'auteur, doivent être pris en considération : d'une part, l'intensité du flot et, d'autre part, la souillure de l'eau, qui peut se produire à la suite du brassage de l'eau avec les sables, les terres et les débris organiques.

Le développement d'un large pied à ventouse est dû, chez le Chiton, à l'intensité du flot, l'animal s'étant mis en état de résister au choc des vagues. En même temps s'est réalisée la forme aplatie du corps tout entier.

L'auteur craint que la cause indiquée ne paraisse, à première vue, un peu forcée et peu naturelle ; « mais, dit-il, celui qui a pataugé pendant de longues heures, avec de grandes bottes imperméables, dans la zone en question en y retournant des milliers de pierres, celui-là me donnera raison. La côte chilienne est presque partout fort escarpée, et la meilleure récolte que je faisais avait toujours lieu aux endroits où le rocher est lavé directement par les vagues de l'Océan et aux endroits où le choc régulier autant que puissant de la houle a fini par creuser profondément la falaise.

« Il se forme ainsi de petites baies, aux rivages de sable, dans les endroits où, par la force du choc, le roc dur s'est effrité en de petites parcelles ; c'est dans ces baies qu'on rencontre la vie la plus intense et une richesse qui contraste souvent avec la pauvreté qui existe à quelque distance de là. Ce sont des plates-bandes d'Actinies ornant le rocher, de Vers qui serpentent, des Éponges et des Ascidies, qui rivalisent pour accaparer le terrain. Çà et là rampent des Patelles, des Chitons, des Siphonariens, des Fissurelles, des Calyptrées, qui broutent en nombreux exemplaires le tapis d'algues environnant. »

J'ai tenu à citer ce passage, à cause de sa saveur originale, et parce que de telles observations sont justes non seulement au Chili, mais dans toutes les parties du monde.

L'auteur, après avoir montré combien les Mollusques sont sensibles à toutes les souillures de l'eau dans laquelle ils vivent, y voit la raison du développement si prononcé de l'organe olfactif.

« Ainsi s'expliquent, dit-il, les transformations que subissent la cavité du manteau et l'appareil branchial dans les formes qui habitent la zone où la vague déferle.

« Chez les Siphonariens et chez les Gadiniens, la cavité du manteau se ferme et ne laisse plus subsister qu'une petite ouverture respiratoire.

« Chez les Patellides, la cavité du manteau devient très petite, et les branchies s'atrophient et sont remplacées par de nouveaux organes de respiration.

« Les Chitons subissent une transformation identique. Les deux branchies ont disparu ; la cavité du manteau s'est atrophiée, à cause du développement d'un pied large et étalé.

« Au bord du manteau, de nouvelles branchies se sont installées, analogues seulement aux branchies primitives. En effet, si les branchies circumpalléales s'étaient formées par multiplication des branchies primitives, les oreillettes se seraient multipliées comme chez le Nautile. »

Quoique les cordons pleuro-viscéraux des Chitons se rejoignent au-dessus de l'anus, l'auteur pense que, puisqu'ils innervent la glande génitale, le cœur, les reins, les circonvolutions intestinales, on ne peut admettre, avec Bütschli, que la commissure viscérale ne s'est formée qu'après les Chitons.

« Très probablement, dit l'auteur, les Chitons descendent d'ancêtres ressemblant aux Polyclades et leurs cordons pleuro-viscéraux proviennent des cordons latéraux des Platodes.

« Ces cordons se sont réunis secondairement au-dessus de l'anus. »

Nous avons montré, dans l'exposé de la théorie de Lang, par quelle série d'arguments Ludwig von Plate la combattait; il nous reste maintenant à exposer sa propre théorie.

Plate prend, comme point de départ, une forme hypothétique adoptée déjà par plusieurs auteurs, le Præ-rhipidoglosse, sur laquelle nous aurons occasion de revenir (fig. 3).

« Chez les Chitons, dit-il, à côté de la symétrie parfaite qui existe pour les différents organes, le foie montre une inégalité marquée pour les deux côtés du corps. Le foie gauche est volumineux, tandis que le foie droit est beaucoup plus petit.

« La position est également différente, le foie gauche ayant une position plus ventrale que le foie droit.

« C'est là, dit l'auteur, le point de départ de mes réflexions, et je pense qu'une semblable asymétrie a dû se développer progressivement dans les glandes du foie des Præ-rhipidoglosses.

« Chez les Præ-rhipidoglosses, le foie gauche a dû s'étendre dorsalement, parce qu'il était hors d'état de refouler la sole du pied et trouvait moins de résistance dans la peau molle du dos. Le foie, dans la direction indiquée, a dû passer au-dessus de l'organe génital gauche et le comprimer contre la sole du pied. C'est ainsi que la partie gauche de l'organe génital est devenue ventrale à peu d'exception près. »

Pendant l'agrandissement progressif du foie gauche, il s'est produit, selon l'auteur, une hernie sur la moitié postérieure gauche du dos, qui, pour une raison d'équilibre, se courba un peu vers la droite. C'est ainsi que, selon Plate, s'est constituée la première ébauche de la masse intestinale ; ébauche asymétrique dès le début, parce qu'elle était l'expression d'une asymétrie interne. La pression de l'eau devait, bien entendu, la reporter en arrière, puisque ces animaux rampent la tête en avant.

Quoique l'auteur donne deux figures très claires pour préciser sa pensée (fig. 1), je n'en reste pas moins dans le doute sur l'existence d'une pareille forme de Mollusques.

La présence de cette masse intestinale asymétrique, faisant hernie, devait amener une traction bien plus forte sur le bord gauche du manteau que sur le bord droit, et, par suite, la croissance devait être considérablement augmentée sur le bord gauche. Plate en conclut que la masse intestinale devait se mouler exactement sur la forme de la coquille, qui se trouvait ainsi munie d'un sommet courbé vers la droite. Il en conclut également que la croissance en longueur du bord gauche du manteau doit être bien plus forte que celle du côté opposé, et il explique ainsi le déplacement du complexe anal observé par Bütschli.

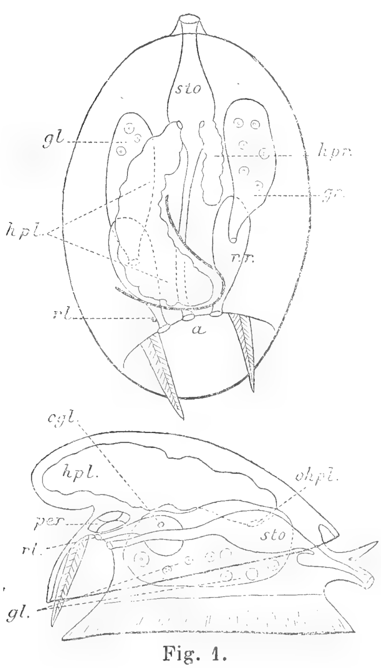


Fig. 1.

Figure théorique empruntée au mémoire de Plate et destinée à faire comprendre le rôle du foie dans la déformation des Gastéropodes.

to, estomac ; *hpr* et *hpl*, lobes du foie ; *gl*, glande génitale ; *rr* et *rl*, reins ; *per*, péricarde. (Le Mollusque est supposé vu de dos et vu de profil.)

La théorie émise par Plate est, sans contredit, fort ingénieuse et il l'appuie sur un certain nombre de faits bien observés :

« C'est un fait avéré, dit-il, que, chez les Mollusques, chaque fois qu'un enroulement en spirale de la masse intestinale a lieu, le foie forme la portion de beaucoup plus considérable.

« Là où deux glandes hépatiques existent, c'est la glande gauche qui remplit la coquille quand l'animal vire vers la droite ; c'est la glande droite, quand l'animal vire vers la gauche. »

Tout ingénieuse qu'elle me paraisse, cette théorie me semble pourtant inacceptable et nullement prouvée par les faits.

En effet, l'auteur constate que, dans les animaux asymétriques,

un lobe du foie est plus développé que l'autre, et il interprète cette augmentation du foie comme la cause de l'asymétrie, sans se demander si, au lieu d'être la cause, ce n'est pas simplement un effet.

Il me semble aussi imprudent de dire sans preuves plus concluantes que le foie de Mollusque peut déformer la coquille, que de prétendre que, chez un Bernard-l'Hermite qu'on trouve logé dans une vieille coquille, c'est le foie de cet animal qui a déformé la vieille coquille.

Je crois que, chez aucun animal connu, une glande, quelles que soient sa grandeur et sa position, ne peut être la cause efficiente d'une déviation complète de la symétrie, sauf dans les cas pathologiques. Toute glande est un organe mou, plastique, qui se moule sur les organes voisins, s'insinue entre eux et prend la forme que lui laissent prendre les corps environnants. *C'est la matière plastique qui peut remplir le moule, mais qui ne saurait en constituer un.*

D'ailleurs, voici l'objection irréfutable qu'on peut faire à la théorie de Plate : vous prétendez que le foie est la cause de l'asymétrie du Gastéropode : or, cette asymétrie peut se produire, complète, avant le développement du foie, ainsi que le prouve le développement de l'*Acmœa* et de plusieurs autres Gastéropodes.

VIII

SUR LA PHYLOGÉNIE DES GASTÉROPODES, PAR LE Dr GUIART.

M. le docteur Guiart[1] a publié récemment une note intéressante sur la phylogénie des Gastéropodes et en particulier des Opistobranches, d'après la disposition du système nerveux. C'est par l'analyse de ce travail que je terminerai l'historique de la question, en soulignant un point que je considère comme particulièrement im-

[1] Docteur Guiart, *Contribution à la phylogénie des Gastéropodes et en particulier des Opistobranches, d'après les dispositions du système nerveux* (*Bulletin de la Société zoologique de France*, t. XXIV, 1898).

portant. L'auteur indique tout d'abord le plan général du système nerveux :

« Le système nerveux des Gastéropodes, dit-il, peut se ramener schématiquement à deux centres : une masse sus-œsophagienne pour l'innervation des organes des sens et une masse sous-œsophagienne pour l'innervation des téguments (pied et manteau). Ces deux centres correspondent, du reste, à la *plaque céphalique* et à la *plaque médullaire* de la larve *Trochophore* (Roule). Ils sont réunis entre eux par deux connectifs constituant ainsi un anneau œsophagien, et émettent latéralement deux nerfs qui viennent se réunir, les uns au-dessous de la bouche (*commissure buccale*), les autres au-dessous de l'intestin (*commissure viscérale*), et destinés à l'innervation des organes de la vie végétative.

« Quand se produit l'orientation bilatérale de la larve, chacun des centres va tout d'abord se subdiviser en deux ganglions situés l'un à droite, l'autre à gauche, ganglions qui resteront unis par une commissure pour maintenir leur unité. Nous avons donc deux ganglions sus-œsophagiens ou *cérébroïdes* et deux ganglions sous-œsophagiens. Or, ceux-ci, avons-nous dit, innervent le pied et le manteau ; mais ce dernier, d'abord rudimentaire, prend un développement de plus en plus considérable, si bien que chaque ganglion sous-œsophagien va bientôt se dédoubler en deux ganglions : l'un destiné au pied et l'autre au manteau, d'où les ganglions *pédieux* et *pleuraux*. C'est ce qui nous explique pourquoi ces centres peuvent se trouver encore fusionnés chez les formes les plus ancestrales (*Haliotis*, *Fissurella*). En même temps, le connectif qui unissait le ganglion sous-œsophagien au ganglion cérébroïde correspondant se dédouble en deux connectifs cérébro-pédieux et cérébro-pleural, pour les deux nouveaux ganglions. Ainsi se trouve constitué dans ses grandes lignes le système nerveux des Gastéropodes. »

Je ne partage nullement l'opinion de M. Guiart sur le plan général du système nerveux chez les Mollusques. Elle me paraît contraire aux faits embryogéniques.

Dire, en effet, que les ganglions pleuraux et pédieux proviennent du dédoublement d'un ganglion sous-œsophagien issu lui-même d'une plaque médullaire, c'est dire que tous ces ganglions sont issus d'une même masse nerveuse et ont une origine commune. *Or, il n'en est pas ainsi, et dans les Mollusques que j'ai pu étudier, j'ai constaté que les ganglions pédieux et pleuraux naissaient isolément.*

Représenter la larve du Mollusque comme une larve trochophore, avec une plaque céphalique et une plaque médullaire réunies entre elles par deux connectifs, me paraît donc une hypothèse sans fondement. La larve du Mollusque, dès que le système nerveux devient visible sur les coupes, montre (dans les types que j'ai étudiés) *deux ganglions cérébroïdes, deux ganglions pédieux, très rapprochés, il est vrai, et deux ganglions palléaux qui se forment séparément, indépendamment, les uns des autres, aux dépens de l'ectoderme.* Ce n'est que beaucoup plus tard qu'ils s'unissent, d'une part, par des commissures, et d'autre part, par des connectifs. Pour représenter le système nerveux du Gastéropode aussi schématiquement que possible, je crois donc qu'il faut figurer isolément les ganglions pédieux et pleuraux, et que nous n'avons pas le droit de les confondre en une masse commune.

C'est évidemment fâcheux au point de vue de la comparaison des Mollusques et des Vers, mais la théorie ne doit pas nous faire perdre de vue la réalité des faits.

Tel est le point sur lequel je désirais insister. M. Guiart fournit ensuite un exposé très clair et très méthodique des principales dispositions du système nerveux dans les Opistobranches, mais là encore j'ai le regret de ne pouvoir être entièrement de son opinion, car il explique la forme opistobranche par la détorsion de la commissure viscérale, opinion que j'ai déjà signalée dans les chapitres précédents et que je me propose de combattre dans le courant de ce travail.

DEUXIÈME PARTIE.

EXPOSÉ DES FAITS.

IX

CONSTATATIONS PRÉLIMINAIRES. — DÉFINITIONS. — LE PRÆ-RHIPIDOGLOSSE. PAR QUOI ON PEUT REMPLACER LE MOLLUSQUE PRIMITIF HYPOTHÉTIQUE.

De l'étude rapide de l'historique de la question que j'ai présentée dans la première partie de ce travail, il me paraît ressortir que le défaut des principales théories que j'ai exposées est l'absence de toute chronologie systématique dans les phénomènes. Quand on parle, par exemple, de la torsion ou de l'enroulement, on ne paraît nullement se préoccuper de ce fait, que ces phénomènes ont pu se passer dans les différents Mollusques à des stades très divers.

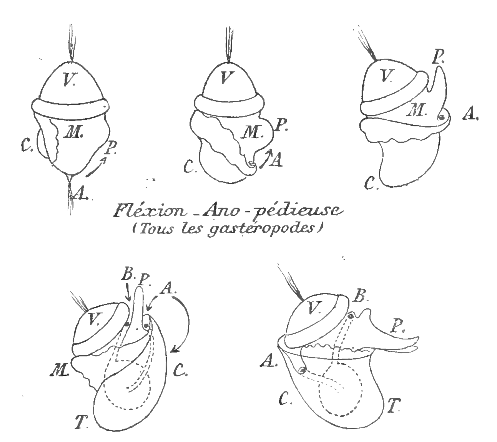
Cette absence de chronologie dans l'exposé des phénomènes, je la retrouve également dans la façon dont la plupart des auteurs décrivent le déplacement des organes pour expliquer l'asymétrie des Gastéropodes.

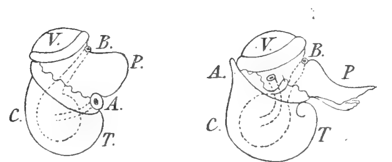
On parle, par exemple, du complexe anal et, dès l'origine, on y fait figurer toute une série d'organes, non seulement la cavité du manteau, l'orifice de l'anus, des reins, mais aussi les branchies, sans se préoccuper de leur ordre d'apparition, en supposant que toutes ces parties préexistent au moins à l'état d'ébauche.

Or, cela est une pure hypothèse. En particulier pour les branchies, je suis porté à croire qu'on se trouve en présence d'organes en quelque sorte occasionnels,, qui se constituent par suite de la localisation d'une fonction (dans l'espèce, la fonction respiratoire), fonction qui, si elle se localise ailleurs, amènera ailleurs la formation d'organes analogues.

Il y a donc lieu d'établir, en vue de l'exactitude de l'explication, une chronologie sérieuse dans l'ordre d'apparition des organes et de

considérer, tout d'abord, que les orifices du tube digestif, les centres nerveux, l'organe locomoteur avec ses muscles, le manteau avec son revêtement coquillier, font leur apparition avant les organes excréteurs, les appareils circulatoires et respiratoires, et d'envisager les cas possibles où la symétrie pourra être modifiée avant l'apparition de ces organes que j'appellerai *de secondaire formation* dans le sens chronologique du mot.





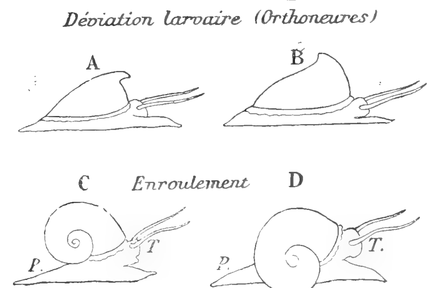


Fig. 2.

Schéma destiné à représenter d'une manière précise :
1° la flexion ano-pédieuse ;
2° la torsion larvaire ;
3° la déviation larvaire ;
4° l'enroulement.

A, cellules anales ou anus ; *B*, bouche ; *C*, coquille ; *M*, manteau ; *P*, pied ; *T*, tortillon de la coquille ; *V*, voile. (Tous les Mollusques sont représentés de profil.)

Il y a lieu aussi d'introduire le plus de clarté possible dans les termes employés. Quand, dans l'embryon, l'anus tendra à se rapprocher du pied et de la bouche, j'emploierai, pour désigner ce phénomène, le mot de *flexion ou de courbure ano-pédieuse*, au lieu du terme de *torsion ventrale*, employé par Pelseneer; l'action de tordre implique, en effet, un déplacement latéral et le mot *ventral* ne saurait être appliqué dans ce cas, puisqu'à des stades

ultérieurs, la partie désignée comme ventrale peut devenir dorsale et la partie dorsale, ventrale (fig. 2).

Je désignerai ensuite sous le nom de *torsion larvaire* la torsion latérale du corps soit à droite, soit à gauche, que peut subir un embryon à un stade larvaire : elle a pour effet de tordre une partie du corps de 180 degrés au moins, de transporter brusquement le côté jusque-là ventral de la coquille au côté dorsal. Elle change donc la disposition primitive de la coquille et du pied (fig. 2).

Je désignerai également sous le nom de *déviation larvaire* la déviation latérale de l'anus que peut subir un embryon à un stade larvaire, et qui a pour effet de déplacer une partie du corps de moins de 180 degrés, sans changer la disposition relative de la coquille par rapport au pied (fig. 2).

Je conserverai, enfin, le nom d'*enroulement* aux courbures ou aux torsions que peut subir la coquille aux divers stades de l'évolution du Mollusque (fig. 2), en considérant que les coquilles des Gastéropodes, même les plus aplaties, représentent cependant des coquilles enroulées, dont la spire est une courbe à très grand rayon.

Après ces définitions nécessaires, il nous reste à établir le point de départ commun d'où nous partirons pour étudier l'asymétrie dans les différents Gastéropodes.

Ce point de départ commun ne sera pas un Mollusque hypothétique.

En voici la raison :

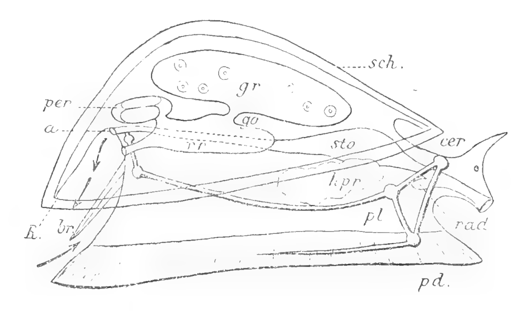
J'avoue ne pas savoir ce que c'est qu'un Pro-rhipidoglosse (Pelseneer) ou un Præ-rhipidoglosse (Plate), voire même un Pro-gastéropode, quoique Plate[1] fasse observer que la conception que les différents naturalistes modernes se font de ce vénérable ancêtre soit remarquablement... homogène.

[1] Plate dit, en effet : « Quoique les données sur le Præ-rhipidoglosse n'aient qu'un caractère théorique, les différents auteurs, dans leurs appréciations sur la forme extérieure et les traits caractéristiques de l'organisation de ce Mollusque primitif, se sont rencontrés et arrivent à une heureuse entente. »

« Ce petit être, d'après Plate, était, extérieurement comme intérieurement, parfaitement symétrique et recouvert d'une coque en godet semblable à celle de *Patella,* et dont l'apex était probablement penché un peu en arrière.

« L'animal vivait dans une eau peu profonde. Le pied était rampant, mais n'avait point la forme bien prononcée d'un disque à ventouse.

« La cavité du manteau au pôle postérieur du corps n'avait qu'une profondeur médiocre, parce que les deux poches génitales qui étaient situées dorsalement devant le cœur dans la cavité du corps et qui étaient probablement très volumineuses, devaient, pendant la reptation en avant, exercer une pression sur les parties postérieures. Cette pression s'opposait à un développement plus considérable de la cavité branchiale vers le haut. »



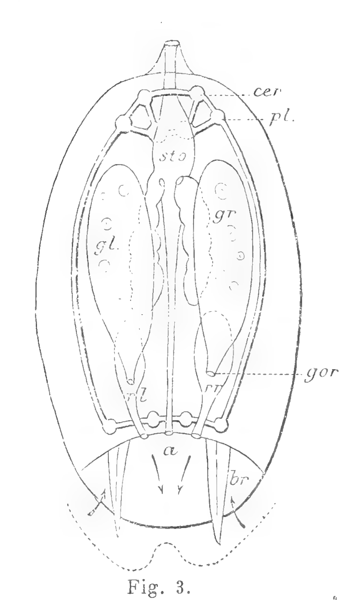


Fig. 3.

Le Præ-rhipidoglosse, d'après Plate, vu de profil et vu de dos.

a, anus; *br*, branchie; *cer*, ganglions cérébroïdes; *pd*, pédieux; *pl*, palléaux; *gr* et *gl*, glande génitale; *go* et *gor*, orifice génital; *rr*, *rl*, rein; *per*, péricarde; *sch*, coquille; *sto*, estomac; *hpr*, lobe du foie; *rad*, radula.

On voit à quelle précision on peut arriver; il est vrai qu'il y a quelques divergences dans les détails : Grobœn ne concède à la

cavité du manteau qu'une profondeur médiocre, mais il dessine une déchirure dans le manteau.

Bütschli et Ray Lankaster ne mentionnent pas une cavité véritable du manteau, mais seulement un sillon du manteau qui environnerait tout le corps et dans lequel seraient nichées les branchies, aux environs de l'anus.

Mais ce sont là des points secondaires, et Plate répond, du reste, victorieusement que la cavité du manteau est tellement caractéristique pour tous les Mollusques typiques, que nous sommes autorisés à en doter déjà la forme primitive (fig. 3).

Plate complète ainsi l'organisation de son Mollusque primitif :

« L'anus du Præ-rhipidoglosse s'ouvrait exactement au centre de la cavité du manteau au point le plus élevé de son arrière-plan. Les deux reins avaient la forme d'une sacoche, et n'étaient plus diffus, ils provenaient probablement de l'amplification postérieure du conduit rénal principal de Chiton, tandis que les autres canaux des reins, avec leurs ramifications, se sont reformés en arrière.

« On peut déjà, dans le genre Chiton, suivre une concentration progressive du rein.

« Les deux organes génitaux du Præ-rhipidoglosse s'ouvraient dans les reins, aux côtés correspondants. Le foie droit et le foie gauche étaient d'une grandeur moyenne et symétriquement construits. De chaque côté, vers l'extérieur, à partir de l'ouverture du rein, se trouvait une branchie en forme de peigne, dont le point d'attache était situé dans l'arrière-plan de la cavité du manteau, un peu ventralement à l'anus (fig. 3).

« Le système nerveux était complètement orthoneure, mais représentait déjà un échelon un peu plus élevé que dans le Chiton, car les ganglions cérébraux, pleuraux, pédieux, branchiaux et probablement encore deux des ganglions abdominaux, s'étaient déjà plus ou moins nettement isolés des cordons nerveux.

« Les nerfs pleuroviscéraux avaient passé, de la paroi de la cavité du corps, dans cette dernière même.

« Pour représenter les ganglions pédieux, deux cordons nerveux en échelle se continuaient jusque dans la sole pédieuse.

« Primitivement, il est probable que, chez les Præ-rhipidoglosses, une connexion des deux cordons pleuroviscéraux ne s'était pas encore établie, et que chaque cordon se terminait librement dans les organes correspondants. Ce n'est que plus tard que se forma cette anastomose, et cette anastomose devait alors, naturellement, se faire *sous* l'anus, puisque les ganglions branchiaux se trouvaient situés ventralement par rapport à l'intestin. C'est ainsi que se forma cette commissure viscérale qui existe chez tous les Mollusques, à l'exception des Amphineures. »

J'ai tenu à reproduire cette description amusante de l'ancêtre Præ-rhipidoglosse et les deux dessins que nous en fournit Plate (fig. 3).

J'admets très bien qu'on fasse de cette hypothèse du Præ-rhipidoglosse un moyen d'investigation, qu'elle serve en quelque sorte de synthèse aux caractères que les auteurs regardent comme les plus primitifs dans les Mollusques, mais je me refuse, pour mon compte, à en faire le point de départ d'un mémoire réellement scientifique.

La coquille en forme de godet du Præ-rhipidoglosse me paraît constituer une voûte trop fragile pour supporter le poids d'un édifice durable. La science zoologique a déjà une de ses bases assez branlante avec l'espèce que l'on admet, ou du moins que l'on utilise faute de mieux, sans pouvoir la définir, sans adopter encore, sans une nécessité absolue, d'autres points de départ absolument hypothétiques.

On dira peut-être que je me bats contre des moulins à vent, et que les auteurs du Præ-rhipidoglosse n'attachent, à cet animal hypothétique, qu'une idée théorique, et ne songent nullement à en faire une entité ; qu'on examine leurs déductions et l'on changera d'avis.

Chacun d'eux, après avoir déclaré bien haut que le Præ-rhipidoglosse est une conception purement imaginaire, ne tarde pas à perdre de vue ces prémisses et en arrive rapidement à dire : « Ceci

s'est passé comme ceci ou comme cela chez tel animal, parce que c'était comme ceci ou comme cela chez le Præ-rhipidoglosse. »

Dès lors, sans qu'il s'en doute, l'animal hypothétique théorique prend à ses yeux la valeur d'un être concret.

Par quoi remplacer l'hypothétique Præ-rhipidoglosse ?

Il se trouve, ainsi que l'a noté Pelseneer, dans l'évolution de tous les Mollusques, des formes larvaires très semblables si l'on considère les stades les plus jeunes ; je crois que c'est à ces formes, homologues dans leurs parties principales, qu'il faut recourir, si l'on veut renoncer aux notions purement hypothétiques et partir de données certaines.

Jusqu'au jour où la paléontologie pourra nous renseigner sur la forme réelle du type primitif, je crois qu'il sera prudent, conscient de notre ignorance sur la forme réelle du type primitif, de dire que ces stades représentent, non pas la forme adulte du Mollusque primitif, mais une phase qu'il a, lui aussi, traversée, et qui le représente donc à un de ses états. On aura ainsi la seule notion certaine que l'on puisse avoir actuellement sur le Præ-rhipidoglosse.

Peut-on dire, cependant, qu'il existe une forme larvaire commune à tous les Mollusques ?

Non.

Il n'y a pas de larves identiques communes à tous les Mollusques, mais des larves semblables au point de vue de la symétrie et de la disposition des principaux organes.

Ceci mérite d'être examiné d'un peu plus près, car ce n'est nullement évident *a priori*.

Si l'on examine, en effet, un stade jeune de Dentale (fig. 4) et un stade jeune de Céphalopode (fig. 4), loin de constater une ressemblance, on est porté, au premier coup d'œil, à dire que tout est dissemblable dans le développement de ces deux types extrêmes.

Cependant, ces différences si apparentes s'expliquent facilement si

l'on tient compte de ce fait que l'œuf de ces deux animaux contient

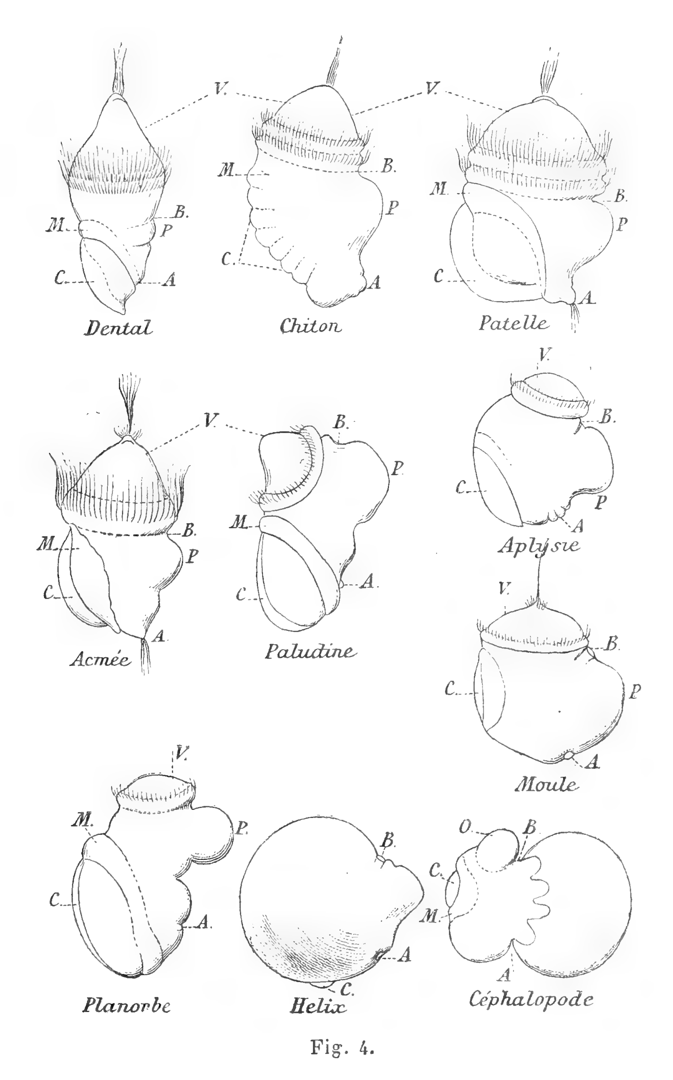


Fig. 4.

Représentation schématique de la forme extérieure des principaux types de Mollusques, au stade larvaire symétrique. (Toutes les larves sont représentées de profil.)

A, cellules anales ; *B*, bouche ; *A*, coquille ; *M*, manteau ; *P*, pied ; *V*, voile.

une proportion très différente de réserve nutritive; ce fait, qui a une grande importance sur le fractionnement, n'influe que sur les pre-

miers stades larvaires, et nullement sur la forme définitive, si bien que, dans des formes relativement voisines, la proportion de matière nutritive étant différente, l'aspect de la larve peut différer également beaucoup, ainsi que l'allure du fractionnement.

Le nombre et le développement de la ou des couronnes ciliaires constituant l'organe locomoteur, est également sous la dépendance indirecte de la plus ou moins grande quantité de matière nutritive contenue dans l'œuf. Si les réserves nutritives sont peu abondantes, l'embryon est appelé à se déplacer presque immédiatement après le commencement de son évolution, il aura des cils vibratiles développés ; si les réserves nutritives sont abondantes, il peut vivre longtemps à l'abri du monde extérieur dans l'immobilité et le repos, les cils vibratiles seront réduits et la couronne ciliaire pourra disparaître.

J'ai représenté d'une manière schématique les formes larvaires les plus saillantes paraissant correspondre à cette forme symétrique des Mollusques. Les dessins (fig. 4) peuvent suppléer à de longues considérations à ce sujet.

En jetant un coup d'œil sur les dessins, tous de profil, on voit qu'à un stade jeune, les Mollusques présentent une symétrie bilatérale bien nette, dont le plan passe par le milieu du voile, de la bouche future, du pied, de l'anus en formation et de la coquille. Toutes les transitions existent entre l'absence de couronne ciliaire et la couronne ciliaire à plusieurs étages.

On pourrait objecter que, dans ces dessins schématiques, on n'a représenté que l'extérieur de la larve sans tenir compte de l'organisation interne.

Il m'a paru, en effet, inutile de compliquer le dessin en y introduisant les organes internes qui peuvent s'ébaucher, du reste, plus ou moins tôt, selon la quantité de matériaux nutritifs emmagasinés dans l'œuf. Il me suffit de dire que ce que nous savons sur l'organi-

sation interne des Mollusques à ce stade très jeune nous indique que les ébauches déjà existantes, tube digestif, système nerveux, sont paires ou symétriques[1].

De même que personne ne conteste que le Mammifère soit, à l'origine, un animal symétrique, quoique le foie et le cœur soient asymétriques chez l'adulte, de même, il ne nous est pas plus permis de considérer que la larve jeune de certains Mollusques présente une asymétrie originelle, parce que le système nerveux, le foie, le cœur, les reins, les branchies, seront asymétriques chez l'adulte. Il nous suffit de considérer que les ébauches (système nerveux) sont paires à l'origine, ou que les ébauches (foie, cœur, etc.) ne commencent à apparaître que lorsque la cause de l'asymétrie a déjà agi pour déformer la larve originairement symétrique.

Toutes les larves de Mollusques ne sont pas absolument identiques. Elles sont semblables *au point de vue de la symétrie bilatérale et de la disposition relative de la bouche, du pied, de l'anus et de la coquille.*

Partant de ces données, il reste à démontrer que l'asymétrie des Gastéropodes est le résultat de l'antagonisme de croissance du pied et de la coquille, et le point de départ, que me fournit la larve symétrique du Mollusque, me paraît beaucoup plus solide que l'hypothétique Præ-rhipidoglosse.

Je croirais, pourtant, absurde de prétendre que si l'on supprimait cet antagonisme du pied et de la coquille, et si l'on donnait à ces organes un développement identique, chacune de ces larves symétriques convergeraient vers un type unique. Je prétends seulement qu'elles resteraient symétriques.

Pour expliquer l'asymétrie des Gastéropodes, je partirai donc de ce stade larvaire commun; puis, dans chaque grand groupe, je suivrai les modifications principales qui nous conduiront à l'adulte, pour essayer de déduire, de l'ensemble des faits, des conclusions précises.

[1] Il y a lieu cependant de faire une réserve se rapportant aux observations de Conklin. Voir l'historique.

X

LE DÉVELOPPEMENT DE L'*ACMŒA VIRGINEA*.

L'*Acmœa virginea* est un Gastéropode docoglosse, voisin des Patelles, qui, au lieu d'être munie de branchies circumpalléales, possède une grande branchie cervicale dirigée de gauche à droite. C'est donc une forme très intéressante, cyclobranche par l'organisation, aspidobranche par la branchie.

On la trouve en grande abondance au laboratoire de Roscoff. Elle habite dans les gisements de vieilles coquilles.

Nous laisserons de côté, dans l'étude du développement de l'*Acmœa*, tout ce qui ne me paraît pas se rattacher directement au sujet que je me suis proposé de traiter dans ce mémoire [1].

FLEXION ANO-PÉDIEUSE.

Après le stade gastrula, la petite larve de l'*Acmœa* nage librement dans l'eau (douze heures après le commencement de la segmentation) et a la forme d'une petite toupie; en comparant cette larve avec celle de la Patelle étudiée par William Patten [2], on est frappé de leur ressemblance extérieure (fig. 4).

La larve de l'*Acmœa* est tapissée extérieurement (fig. 5) par les cellules de l'ectoderme, dont le contour n'a été indiqué qu'au niveau du cercle cilié du voile; les cils sont supportés par un cercle de cellules beaucoup plus grosses que les voisines, et qui indique nettement la limite de la calotte du voile. Cette calotte porte, comme pompon, un bouquet de cils raides et, latéralement, une paire de petites éminences ciliées; son extrémité inférieure, tronquée presque carrément, est pourvue également d'une houppe de cils raides.

Toute la surface du corps est finement ciliée et, au-dessus du

[1] J'espère présenter plus tard un mémoire d'ensemble sur le développement de l'*Acmœa* pour compléter les points que je ne puis traiter ici.

[2] WILLIAM PATTEN, *The Embryology of Patella* (*Arch. zool. Institut. Univ. Wien*, 6, Bd. 1886).

grand cercle du voile, on distingue un autre rang de cellules plus petites, qui semblent former le rudiment d'un second cercle ciliaire.

Un certain nombre d'organes ont fait leur apparition et nous permettent de nous orienter.

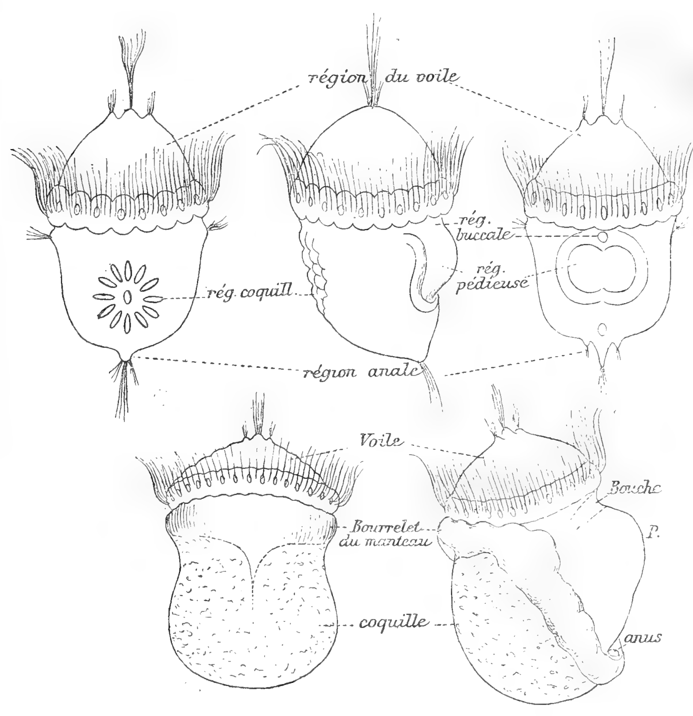


Fig. 5.

Jeunes larves d'*Acmœa virginea*, dessinées vivantes après coloration physiologique.

1, 2, 3, une larve, après le stade gastrula, vue, par la face opposée au pied, de profil et par la face pédieuse.

4, 5, une larve plus âgée, après l'évagination de la glande coquillière et le commencement de la flexion ano-pédieuse, vue par la face opposée au pied et de profil.

Sur la face qu'on serait tenté d'appeler la *face dorsale*, mais que nous nous contenterons, pour des raisons données plus loin, d'indiquer comme la face opposée au pied, on distingue l'invagination coquillière. Dans les larves colorées vivantes au bleu de méthylène, les cellules glandulaires et, en particulier, le noyau, se colorent en bleu intense, et cette région coquillière prend un aspect en étoile

très caractéristique, comme je l'ai figuré (fig. 5) d'après nature.

Quand on observe les larves à un moment favorable, il arrive que les éléments glandulaires étant seuls colorés, se détachent avec une grande netteté au milieu des éléments périphériques teintés en jaune pâle.

Auprès du bouquet terminal inférieur se trouve l'ancienne ouverture du blastopore, avec deux cellules anales, déjà refoulées par suite du développement de l'invagination coquillière du côté du pied, ainsi que cela se voit nettement de profil (fig. 5, 2 et 3).

La même larve vue par la face pédieuse est également très instructive, et sur les échantillons éclaircis par le procédé de Conklin [1], on distingue une éminence double entourée d'un repli assez profond, dont le contour a d'ailleurs été exagéré sur la figure 5 (2, vue de profil). Cette éminence double est le pied, qui va s'agrandir considérablement dans les stades ultérieurs.

Ainsi, déjà à ce stade jeune, très voisin de la gastrula, on peut reconnaître, dans la larve de l'*Acmœa*, plusieurs régions nettement distinctes : la région coquillière, constituée par l'invagination coquillière ; la région anale, marquée par la touffe de poils terminaux; la région pédieuse, formée par l'éminence double, et, enfin, la région du voile, limitée par le grand cercle cilié (fig. 5 [1, 2, 3]).

L'organisation interne de la larve est encore cependant très simple; le mésoderme est réduit à quelques cellules, et la cavité digestive primitive communique seulement avec l'extérieur par le blastopore qui va donner naissance à l'anus, la bouche n'étant pas encore ouverte.

Bientôt l'invagination coquillière s'étale et donne naissance à la coquille qui garnit la face opposée au pied, tandis que l'anus se rapproche du pied (fig. 5 [4 et 5]).

[1] L. Boutan, *Note sur la fixation des embryons entiers, d'après Conklin* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, Notes et revue, 3e série, t. VI).

C'est la phase de *la flexion ano-pédieuse*, correspondant à ce que Pelseneer a appelé, dans d'autres types, la *torsion ventrale*. Cette flexion est encore à peine ébauchée dans la figure 5 ; mais elle va s'accentuer de plus en plus aux stades suivants.

Tout autour de la coquille existe un large bourrelet formé de cellules nombreuses et visible aussi bien sur la face opposée au pied que de profil. Il représente le manteau et est constitué par la portion périphérique de l'invagination coquillière qui s'étale de plus en plus (fig. 5 [4 et 5]).

Comme au stade précédent, *la larve n'a encore subi aucune torsion et est parfaitement symétrique par rapport à un plan passant par le milieu du pied, de l'anus, du voile et de la coquille.*

La symétrie bilatérale va être encore complétée par l'apparition, entre le voile et le pied, de l'ouverture buccale, et l'on aperçoit déjà les premiers indices de la formation de l'œsophage, mais non de la partie antérieure au tube digestif; la bouche proprement dite et la radula, en effet, ne se forment que beaucoup plus tard.

Dans l'intérieur de l'animal, l'estomac commence à se délimiter et est nettement distinct de la cavité cœlomique, mais n'est pas encore tapissé d'un épithélium continu. La plus grande partie de sa paroi est, en effet, formée par de grosses cellules encombrées d'éléments nutritifs. Il m'a été impossible, à ce stade, de trouver le moindre rudiment du système nerveux.

Peu à peu, la flexion ano-pédieuse se complète et, par une série d'étapes rapidement franchies (trente-six à quarante heures après le commencement de la segmentation), on arrive au stade figuré (fig. 6) où la flexion ano-pédieuse a atteint son maximum.

Vue de profil (fig. 6), la larve, par suite de la croissance de la coquille du côté du pied, ressemble à une personne qui aurait un goitre énorme et serait obligée de pencher la tête en arrière; le goitre qui oblige la larve à prendre cette attitude, c'est le pied (fig. 6).

Vue par la face opposée au pied, on voit que la coquille n'a pas

pris, vers le haut (fig. 6, à gauche), un très grand développement, et cependant le bourrelet palléal est saillant et recouvre en partie la bande ciliée du voile.

En avant, au contraire (fig. 6, profil et face pédieuse), la coquille a pris un développement considérable amenant au maximum le rapprochement de l'anus et du pied. Ce dernier organe, gêné visiblement dans son extension par la coquille, est rabattu contre le voile et masque l'orifice de la bouche (fig. 6, à droite).

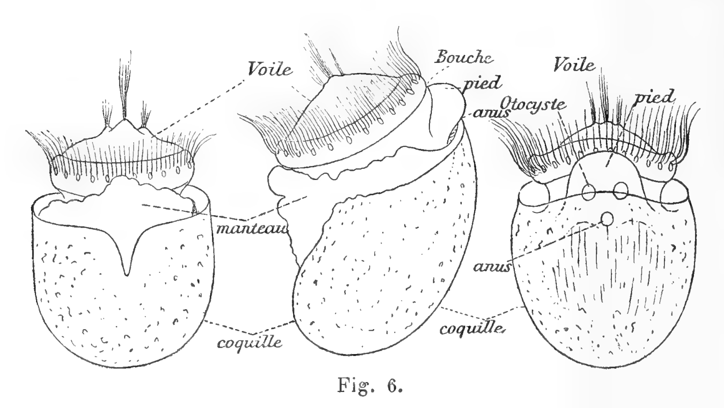


Fig. 6.

La même larve d'*Acmœa virginea*, vue au stade de la flexion ano-pédieuse maximum (à gauche, par la face opposée au pied ; au milieu, de profil et par le côté droit ; à droite, par la face pédieuse).

A ce stade, l'organisation interne de la larve est plus complète que précédemment ; deux organes des sens ont fait leur apparition : les otocystes, placés à la base du pied, et les deux taches oculaires, situées de part et d'autre de la touffe de poils qui couronne le voile.

Cependant les centres nerveux ne sont pas encore nettement distincts. On constate seulement la formation d'épaississements pairs de l'ectoderme au niveau des deux taches oculaires (ganglions cérébroïdes) et autour des otocystes (ganglions pédieux) ; il ne m'a pas été possible de reconnaître, à ce stade, des épaississements correspondant aux ganglions du centre asymétrique (pleuraux, sus- et sous-intestinal et viscéral).

Ce fait ne doit pas surprendre outre mesure, car à ce stade les

cellules nerveuses ne sont nullement différenciées des cellules ectodermiques, et aucun caractère histologique précis ne permet de leur attribuer leur rôle futur. Il est donc possible que le centre asymétrique existe déjà à l'état de rudiments, sans qu'il m'ait été donné de le trouver. Ce n'est qu'à un stade ultérieur, alors que les tentacules sont déjà formés, que l'on distingue, au-dessous des tentacules, les épaississements d'où dérivent les ganglions palléaux [1].

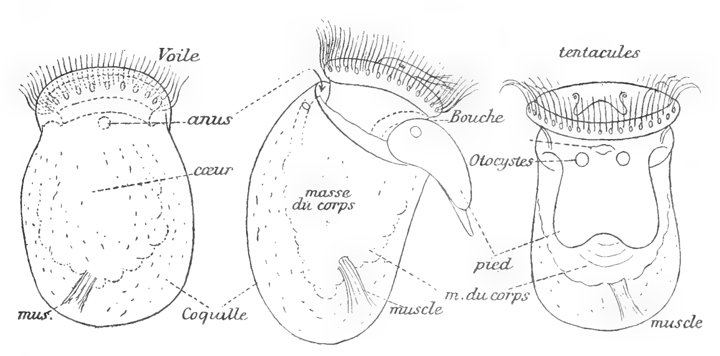


Fig. 7.

La même larve d'*Acmæa virginea*, vue immédiatement après la torsion larvaire (à gauche, par la face opposée au pied ; au milieu, de profil et par le côté droit ; à droite, par la face pédieuse).

Nota. — En comparant avec la figure 6, on constate que non seulement l'anus, mais la coquille tout entière ont tourné de 180 degrés, par rapport au pied.

TORSION LARVAIRE.

Quoi qu'il en soit, à ce stade critique, un brusque changement va survenir dans la position relative des organes de la larve de l'*Acmœa;* elle va brusquement subir ce qu'on peut appeler la *torsion larvaire primitive complète* ou plus simplement la *torsion larvaire*.

En effet, dans un temps très court (deux ou trois minutes), la larve, qui nage activement avec les cils du voile, sort en partie de la coquille à laquelle elle est reliée par un muscle ; puis, brusque-

[1] Je ne saurais affirmer que les ganglions palléaux dérivent d'un épaississement de l'ectoderme ; je suis porté à penser, d'après quelques-unes de mes préparations, qu'il y a une véritable invagination du feuillet externe.

ment, elle tourne dans l'intérieur de la coquille de manière à décrire un arc de cercle de 180 degrés.

Ce mouvement peut se comparer à celui de la tête d'un oiseau qui regarde en arrière ; l'oiseau ne tord pas sa tête, ne tord pas son corps, et cependant la tête tourne de 180 degrés par rapport au corps, par suite de la torsion du cou.

De même, dans la larve de l'*Acmæa*, le voile et le pied (tête de l'oi-

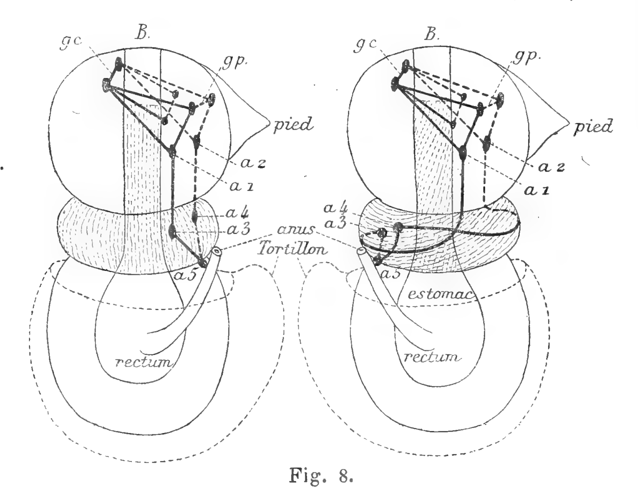


Fig. 8.

Figure théorique destinée à faire comprendre en quoi consiste la tortion larvaire et le résultat ultérieur de cette torsion chez les Chiastoneures.

B, bouche et partie antérieure du tube digestif, y compris la radula ;
gc, ganglions cérébroïdes ; *gp*, ganglions pédieux ; a_1, a_2, ganglions palléaux ; a_3, a_4, a_6, ganglions du centre asymétrique.

seau) tournent de 180 degrés par rapport à la coquille et à ce qu'elle renferme, manteau, anus, que je compare au corps de l'oiseau.

Pour mieux faire comprendre ce qui se passe, on peut comparer encore le corps tout entier de la larve à deux boules, l'une formée par la tête et le pied, l'autre formée par la coquille et ce qu'elle renferme, boules réunies par un anneau de caoutchouc épais, représenté par le bord du manteau et traversé par l'intestin antérieur. Il se produit, chez l'*Acmæa*, ce qui se produirait si l'on tournait l'une des boules de 180 degrés, en maintenant l'autre fixe. Les boules ne changent pas de forme, et le caoutchouc seul se tord (fig. 8).

J'insiste donc tout particulièrement sur ce fait, *c'est que la symétrie « extérieure » du corps de la larve est rigoureusement conservée à la suite de la torsion primitive, le voile, le pied et la coquille n'ayant subi aucune déformation extérieure appréciable, tandis que la symétrie interne est détruite complètement.*

Ceci se voit très nettement dans les stades ultérieurs et en particulier pour la coquille, qui va prendre un grand accroissement.

Cette dernière reste symétrique, comme elle l'avait toujours été depuis l'origine du développement, comme elle l'est ensuite chez l'adulte (fig. 9 et suivante).

Il est fort difficile, à ce stade, de se procurer des larves en bon état ; cependant, grâce à l'habileté de Marty, le dévoué gardien du laboratoire, j'ai pu avoir à ma disposition un matériel suffisant pour l'étude de l'organisation interne [1].

On peut en résumer ainsi les principales particularités :

Le bulbe radulaire se forme par une invagination de la partie ectodermique, la lèvre se dessine, tandis que le voile se résorbe.

Cette invagination tardive, qui donne naissance à la bouche proprement dite et à la radula, est importante à constater. Elle nous explique pourquoi le tube digestif n'est tordu qu'au-dessous du bulbe radulaire et confirme le résultat des recherches de M. Amaudrut, dont nous avons parlé dans l'historique.

Le tube digestif n'est tordu qu'au-dessous du bulbe radulaire, *parce que, au moment de la torsion larvaire, qui imprime à la larve ses caractères d'asymétrie interne, la partie non tordue chez l'adulte n'existe pas encore.*

L'estomac se délimite à l'aide de cellules ciliées de taille à peu près égale et se sépare de la masse vitelline et du foie, qui se forme

[1] Les *Acmœa*, qui vivaient en grande abondance dans les bacs-filtres que j'ai décrits dans les Notes et Revue des *Archives de zoologie*, t. VI, 1898, se fixent rapidement après la torsion larvaire, mais il est fort difficile de les recueillir sur les parois, à cause de leur petite taille.

à ses dépens. Il faut noter, comme un point également important, que l'évagination qui donne naissance aux lobes du foie ne se délimite qu'après la torsion larvaire, ce qui montre que le foie ne joue aucun rôle dans la formation de l'asymétrie interne.

Les anses intestinales augmentent, et l'anus, devenu dorsal depuis la rotation primitive complète, remonte vers la nuque à mesure que la coquille s'agrandit.

Le cœur s'est formé dorsalement et, s'il est difficile à retrouver sur les coupes, on le distingue parfois par transparence sur les animaux vivants.

Je laisse de côté les organes rénaux dont je n'ai pu élucider complètement la formation, pour décrire seulement le système nerveux.

Après la torsion larvaire, les ganglions, toujours en contact avec la couche ectodermique, se différencient nettement.

Les deux ganglions cérébroïdes sont nettement séparés des ganglions pédieux, qui sont eux-mêmes très distincts des deux premiers ganglions du centre asymétrique (ganglions palléaux); en outre, les ganglions stomatogastriques (ganglions labiaux) se laissent voir dans leur position typique au niveau du bulbe de la radula et de l'œsophage. Au stade velligère avancé, il m'a été impossible de mettre nettement en évidence le ganglion viscéral; mais les deux autres ganglions du centre asymétrique (ganglions sus- et sous-intestinal) sont, au contraire, relativement plus gros que chez l'adulte et situés latéralement dans l'épaisseur du manteau.

Ce n'est qu'assez tard, sur des animaux tels que ceux figurés (fig. 9), que l'on peut constater nettement la chiastoneurie du système nerveux, après que les ganglions pédieux se sont allongés dans l'intérieur du pied devenu rampant. Les ganglions palléaux, relativement éloignés des ganglions pédieux, ne prennent aucune part à cet allongement.

En même temps que nous constatons ces modifications internes,

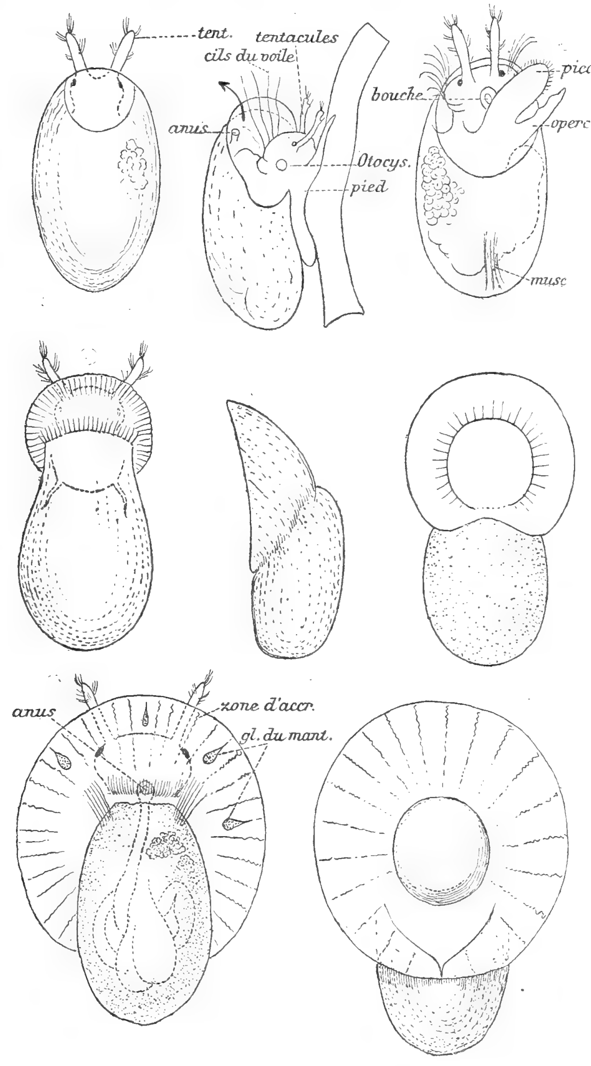


Fig. 9.

Larves âgées d'*Acmæa virginea* au moment de la résorption du voile, lorsque l'animal commence à ramper. Sur les trois lignes sont représentés trois stades différents. En haut, une larve d'*Acmæa* avec sa coquille larvaire, vue de dos, de profil et de trois quarts ; au milieu, une larve d'*Acmæa* dont le péristome s'élargit pour former la coquille de l'adulte ; en bas, la même larve un peu plus âgée.

il se produit des modifications externes plus faciles à saisir (fig. 9).

La première larve représentée figure 9 est encore très jeune, elle se colle déjà sur les objets et rampe à l'aide de son pied ; cependant elle est capable de nager à l'aide des cils qui subsistent encore sur le voile en voie de résorption.

A ce stade, le pied est operculé et l'animal peut s'enfermer complètement dans la coquille en appliquant l'opercule sur l'ouverture.

Bientôt le bord de la coquille s'élargit et s'évase comme l'indique la figure 9.

Les tentacules n'ont pas encore pris l'apparence qu'ils auront chez l'adulte, ils ont la forme de bâtonnets coupés carrément et munis de loin en loin de cils raides. Le voile a presque complètement disparu.

La coquille s'évase de plus en plus et, dans l'intérieur du manteau, on distingue par transparence de grosses glandes en forme de goulot qu'on serait tenté, au premier abord, de prendre pour des glandes de la coque et que je considère comme des organes défensifs. Ces glandes me paraissent homologues à celles que Bela Haller[1] a décrites chez *Lottia* adulte en leur donnant une fausse interprétation, et elles sont extrêmement nombreuses chez l'adulte.

Dans la plus jeune larve d'*Acmœa* figurée (fig. 10), la forme adulte est déjà presque atteinte, quoique la taille ne soit encore que de $0^{mm},65$, le péristome a continué à s'étaler et la coquille larvaire ne forme plus qu'une sorte de coiffe apicale où l'on retrouve les traits principaux de la coquille larvaire, le bord étalé n'a plus la teinte blanchâtre de la coquille larvaire et prend les couleurs lavées de rose caractéristiques de l'adulte.

Un peu plus tard, quand l'animal aura grossi suffisamment, la coquille larvaire est devenue très fragile et sa chute amène (fig. 10) la formation du crochet terminal de la coquille. L'organisation interne est à peu près identique à celle de l'adulte, les glandes périphériques du bord du manteau se sont multipliées et il s'est constitué tout autour du manteau de très curieux organes sensoriels,

[1] Bela Haller, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse*. Leipzig, 1894.

représentés également chez l'adulte. Ils sont visibles extérieurement

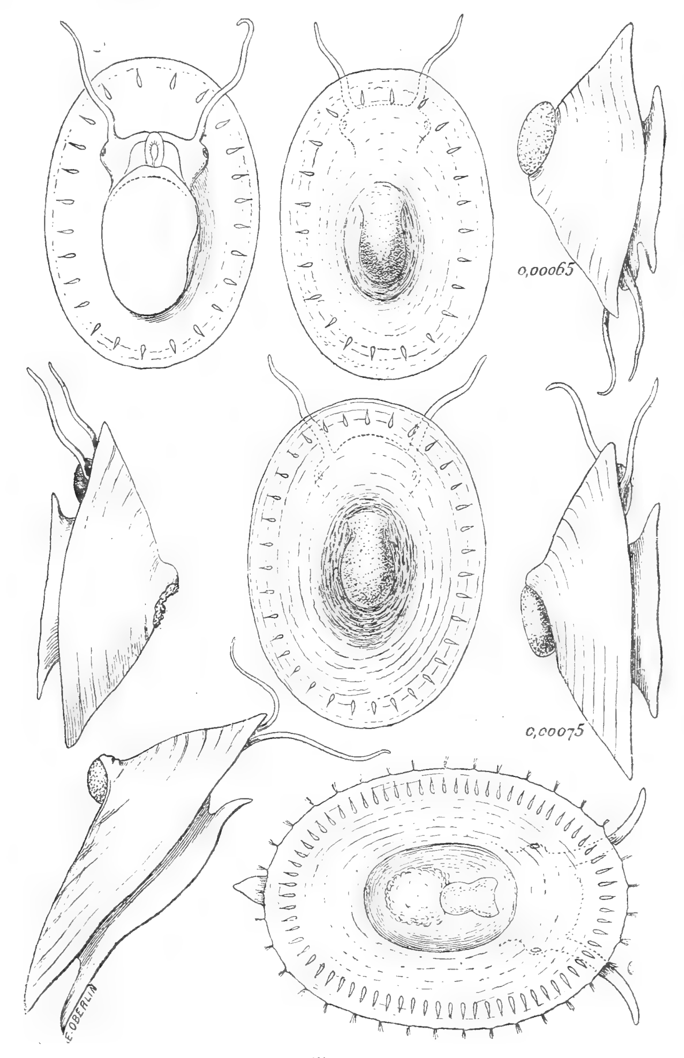


Fig. 10.

Larves très âgées d'*Acmæa virginea* au moment de la formation de la coquille adulte et de la disparition de la coquille larvaire. (Les chiffres indiquent la taille de l'animal en partant du mètre). La larve représentée en bas de la figure a 1mm,2.

sous la forme de touffes de poils raides, disposés régulièrement sur le pourtour du manteau (fig. 10, dernière figure).

Le crochet terminal qu'on observe sur l'*Acmæa* adulte se produit donc secondairement après la disparition de la coquille larvaire.

Il est bon de remarquer que ce crochet est tourné en avant, tandis que dans d'autres Gastéropodes, il est tourné en arrière (Emarginule), quoique le processus de formation soit sensiblement le même.

La seule différence, c'est que dans l'Emarginule, la pointe du crochet est formée par la coquille larvaire elle-même, qui dans l'*Acmœa* se désagrège.

La particularité remarquable sur laquelle j'insiste particulièrement est celle-ci :

L'animal asymétrique s'est transformé en adulte, sans qu'à aucun moment, la coquille se soit déformée et ait pris une disposition asymétrique :

*D'un bout à l'autre de l'évolution larvaire jusqu'à la formation de la coquille de l'adulte, la coquille de l'*Acmæa *reste symétrique, et l'asymétrie interne doit être attribuée tout entière à la torsion larvaire que nous avons étudiée.*

XI

DÉVELOPPEMENT DE L'*HALIOTIS*.

Les détails que nous avons donnés sur le développement de l'*Acmœa* nous permettront d'être plus bref sur celui de l'Haliotis.

La larve symétrique qui succède à la gastrula est une petite larve en toupie comme celle de l'*Acmœa*, elle ne diffère de cette dernière que par les proportions relatives du voile et du reste du corps, le moindre développement des cils du grand cercle qui limite le voile et l'absence des houppes terminales.

La figure 11 nous montre l'apparition de la coquille et du pied dont on distingue nettement la position relative sur les larves vues de profil.

Très rapidement, la coquille s'agrandit, en augmentant vers le pied et nous atteignons la phase que nous avons caractérisée chez l'*Acmœa* sous le nom de *flexion ano-pédieuse* (fig. 11, en 2 et en 3).

La larve vue de profil indique qu'au moment de la flexion anale le bourrelet palléal est beaucoup plus développé que chez *Acmœa* et que la coquille remonte moins haut du côté du voile, tandis que le pied est aussi volumineux que dans la larve correspondante d'*Acmœa*.

A cette différence près, le processus du développement est le même.

Comme chez l'*Acmæa*, nous voyons que le pied est peu à peu

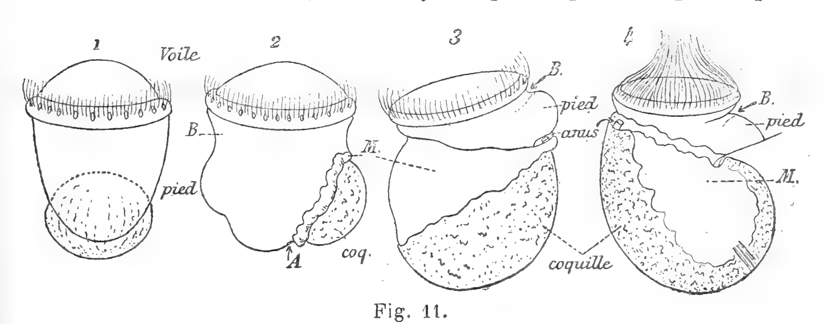


Fig. 11.

Trois larves d'*Haliotis tuberculata.*

1, 2, jeune larve, vue par la face opposée au pied et de profil, au moment de la différenciation de la coquille et du pied ;
3, jeune larve arrivée au maximum de la flexion ano-pédieuse ;
4, jeune larve immédiatement après la torsion larvaire.

Nota. — Les figures 2, 3, 4 sont vues de profil, mais la figure 2 est vue par le côté gauche et les figures 3 et 4 par le côté droit, il faut donc supposer la figure 2 dans sa position symétrique pour la rendre comparable aux deux autres figures.

redressé vers le voile par suite de la croissance de la coquille. Comme dans l'*Acmœa*, la courbure anale atteint son maximum et la torsion larvaire va se produire.

Elle a lieu presque aussi rapidement que chez *Acmœa;* cependant dans les nombreuses larves que j'ai observées après coloration physiologique au bleu de méthylène, j'ai souvent surpris des larves au commencement de la torsion primitive, au moment où le pied était placé à angle droit avec le plan médian de la coquille.

Très rapidement on arrive au stade (fig. 11, en 4) où, par suite de la torsion primitive, la coquille et les organes qu'elle protège ont décrit, par rapport au voile et au pied, un arc de cercle de 180 degrés.

L'homologie des phénomènes que nous venons de décrire chez l'*Acmœa* et chez l'*Haliotis* paraît complète. La torsion primitive semble cependant se produire chez cette dernière à un stade relativement plus jeune et le pied atteint des proportions plus grandes que dans le cas précédent.

Il faut remarquer que, comme chez l'*Acmœa*, la coquille a une forme symétrique, aussi bien avant qu'après la torsion primitive. L'examen des nombreuses coquilles embryonnaires que je trouvais

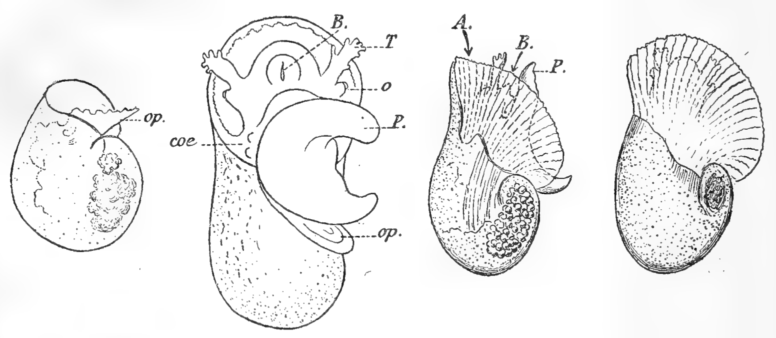


Fig. 12.

Larves d'*Haliotis* au moment où le voile se résorbe et où la coquille commence à prendre la disposition qu'elle a chez l'adulte.

A, anus ; *B*, bouche ; *op*, opercule ; *o*, œil ; *P*, pied ; *coe*, collerette (épipodium palléal).

Nota. — La grandeur relative de ces diverses larves n'a pas été représentée exactement, la taille va en croissant de gauche à droite et la partie correspondant à la coquille larvaire aurait dû être figurée de la même grosseur dans les quatre échantillons.

en très grande abondance dans le bac-filtre où j'ai fait ces observations ne m'a laissé aucun doute à ce sujet.

Je n'ai pu déterminer exactement le temps qu'il faut à ces animaux pour abandonner la vie pélagique, perdre le voile et commencer à ramper à l'aide de leur pied. Pour augmenter l'abondance du matériel, j'avais, en effet, mis successivement plusieurs pontes dans les bacs-filtres et je n'ai pu apprécier avec certitude l'âge des jeunes embryons, au moment où ils commencent à ramper[1].

[1] Comme précédemment, c'est aux recherches patientes de Marty, le dévoué gardien du laboratoire de Roscoff, que j'ai dû de pouvoir étudier les principaux stades qui suivent la fixation de la larve et l'abandon de la vie pélagique.

Dans le premier dessin que je donne de la forme larvaire pélagique d'*Haliotis* (fig. 12), au lieu de représenter l'animal contracté dans l'intérieur de la coquille larvaire, j'aurais voulu reproduire la forme exacte de l'embryon, au moment où il nage; malheureusement, je n'ai pu y réussir. Ces petites larves sont, en effet, très impressionnables; pour le moindre motif, elles rentrent dans leur coquille et, peu satisfaites des conditions de milieu que leur offre la goutte d'eau étalée sur le porte-objet, elles restent des heures entières sans bouger; puis, si elles se décident à évoluer, elles abaissent rapidement l'opercule; c'est la durée d'un éclair, et déjà la petite larve tourbillonne dans tous les sens avec une rapidité vertigineuse, ce qui rend l'observation fort pénible et très incomplète.

Les coupes permettent d'étudier avec moins de fatigue l'organisation interne, mais elles ne donnent que des renseignements sans valeur sur la forme exacte de l'animal étalé. Quelque rapide, en effet, que soit la fixation, les animaux sont toujours fortement contractés.

Ces réserves faites, la première et la deuxième figure (fig. 12) indiquent la forme générale de l'animal, sans que j'aie pu déterminer exactement si le voile restait entier jusqu'à la fin de l'évolution et ne s'échancrait pas légèrement, comme celui de la Fissurelle.

En ce qui concerne l'organisation interne, le développement du tube digestif paraît s'opérer comme chez l'*Acmœa*. Il n'y a donc rien de particulier sur ce point, mais les coupes m'ont montré un fait important au point de vue du développement du système nerveux : les ganglions palléaux et les ganglions pédieux, quoiqu'ils se développent séparément, ne tardent pas à se confondre en une masse commune, et cette masse, en apparence unique, se prolonge dans l'intérieur du pied beaucoup plus loin que chez l'*Acmœa*.

En tenant compte de la contraction excessive causée par les réactifs, je suis porté à croire que cette élongation de la masse pédieuse et palléale est en réalité très considérable.

Au moment où la larve commence à ramper avec son pied, on

distingue également de chaque côté de l'organe locomoteur de petites éminences ciliées que j'avais déjà observées dans la Fissurelle, et qui sont les premiers indices de la collerette ou de l'épipodium palléal, si développé chez l'adulte.

A ce moment, la coquille présente des proportions qu'il est bon de noter.

Si nous considérons les trois dimensions : en hauteur, depuis l'ouverture de la coquille jusqu'au bord opposé ; en largeur, depuis

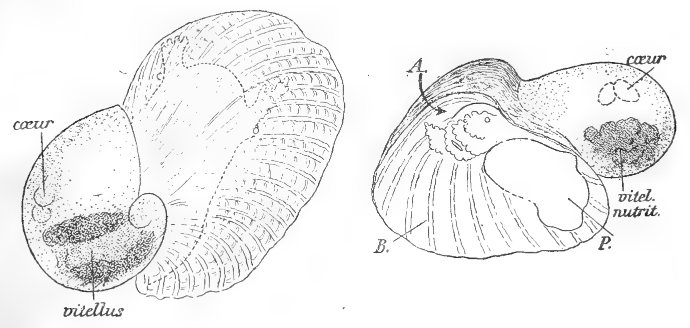


Fig. 13.

Larve âgée d'*Haliotis tuberculata* après la chute du voile et le commencement de la formation de la coquille de l'adulte. (A gauche, l'embryon est vu par la face dorsale un peu sur le côté droit ; dans la figure de gauche, l'embryon est vu par la face ventrale, la sole du pied dirigée vers l'observateur.)

le bord ventral jusqu'au bord dorsal ; en épaisseur, de flanc à flanc, nous constatons que les deux premières dimensions sont sensiblement égales, tandis que l'épaisseur est faible.

En d'autres termes, cette petite coquille symétrique est relativement aussi longue que large et très peu épaisse, il en résulte que lorsque l'animal commence à ramper, il lui est difficile de maintenir sa coquille en équilibre, comme le montre la figure 12.

Les figures 13 et 14, qui représentent des larves plus âgées, suffisent pour faire comprendre ce qui se passe par la suite ; comme chez l'*Acmœa,* le manteau s'étale et sécrète de la coquille (le com-

mencement de la coquille de l'adulte) sur tout son pourtour, mais particulièrement sur la droite; peu à peu, par suite de cette sécrétion inégale de la matière calcaire, la coquille larvaire, d'abord placée de champ, s'incline progressivement sur le côté, *ce qui donne faussement à la coquille larvaire, parfaitement symétrique, l'apparence d'une coquille à enroulement latéral.*

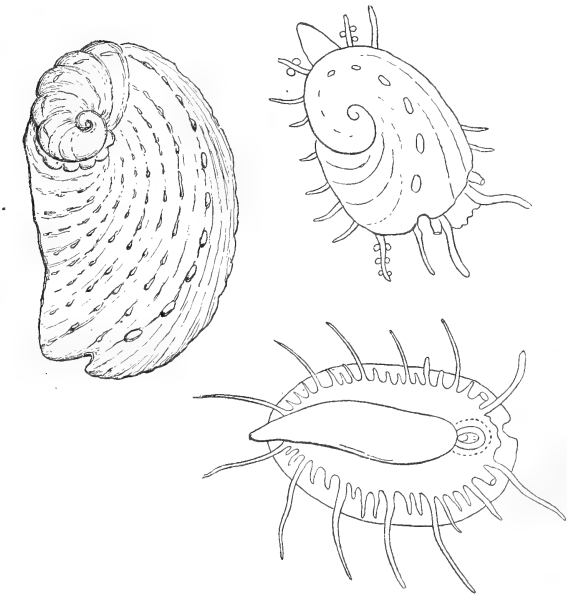


Fig. 14.

Jeune ***Haliotis*** de $1^{mm},5$ de longueur, vue par la face dorsale et par la face ventrale. Coquille d'un exemplaire de 3 millimètres.
(Ces animaux ont été recueillis en scaphandre dans le port de Port-Vendres.)

Peu à peu, la coquille gagne de plus en plus sur la droite et la forme définitive de l'*Haliotis* est obtenue par cette inégalité de croissance sur la droite.

Un coup d'œil sur les figures dessinées d'après nature fera comprendre le phénomène, beaucoup mieux que de longues explications.

Nous assistons ainsi (fig. 13 et 14) *à la formation d'une coquille*

adulte asymétrique continuant une coquille larvaire symétrique, mais qui s'est progressivement couchée sur le côté gauche.

En résumé, après la flexion ano-pédieuse et la torsion larvaire de la larve symétrique, la jeune Haliotide résorbe son voile. L'embryon commence à ramper, la coquille larvaire symétrique est déviée obliquement par rapport à l'axe du corps; elle perd son orientation primitive, a une tendance à se coucher sur le côté gauche, et les nouvelles formations, qui se constituent sur la périphérie pour constituer la coquille de l'adulte, prennent leur développement principal du côté droit, comme l'indiquent les figures **12**, **13** et **14**.

*Dans cette période du développement, la cause mécanique invoquée par Lang semble trouver son application, et le défaut d'équilibre de la coquille paraît entrer en jeu pour amener l'asymétrie finale de l'*Haliotis; mais nous voyons qu'il ne produit nullement les effets indiqués par l'auteur, puisque, à ce stade, la cavité branchiale ainsi que le complexe anal se trouvent constitués et occupent déjà en avant leur position typique.

Nous verrons d'ailleurs, dans la discussion des faits, qu'il faut faire entrer en ligne de compte non seulement le défaut d'équilibre de la coquille, mais surtout l'action directe du pied pour expliquer, dans ce cas, l'asymétrie extérieure de la coquille du Gastéropode.

XII

ÉTUDE DE LA TORSION LARVAIRE DANS QUELQUES AUTRES FORMES DE GASTÉROPODES CHIASTONEURES.

Nous avons constaté, dans le chapitre précédent, le phénomène de la torsion larvaire chez l'*Acmœa* et l'*Haliotis*. Nous pouvons nous demander maintenant si le fait de la torsion larvaire est général chez les Chiastoneures?

Les formes voisines de l'*Acmœa* et de l'*Haliotis* paraissent toutes présenter, dans leurs formes larvaires, les mêmes phénomènes que nous avons signalés plus haut.

C'est ainsi que, dans la Fissurelle, j'avais, dans un travail déjà ancien, constaté la torsion larvaire primitive sans en comprendre d'ailleurs toute la signification[1].

Je disais, en effet :

« Tel est l'aspect de la larve de la Fissurelle au moment où ses principaux organes larvaires viennent de se caractériser ; on reconnaît déjà nettement que l'on est en présence d'un embryon de Gastéropode : la coquille enroulée et le voile ne peuvent laisser aucun doute à cet égard. Notre larve présente donc tous les traits caractéristiques d'une larve de Gastéropode. Est-elle cependant, à cet état, une larve absolument semblable à la larve typique du Gastéropode? Non, car elle présente une anomalie très bizarre et qui a déjà certainement frappé ceux de mes lecteurs qui ont examiné les planches où sont dessinées ces formes larvaires.

« Le pied, ou mieux toute la partie supérieure de l'embryon, occupe une position absolument contraire à celle qu'elle affecte chez les autres Gastéropodes par rapport à la coquille.

« Au lieu d'être placé au-dessus de l'enroulement du tortillon, le pied se trouve au-dessus du manteau et du bord dorsal de la coquille. Il occupe donc, par rapport au manteau et à la coquille, une position tout à fait anormale.

« Les premières fois que j'eus l'occasion d'examiner cette forme larvaire sous le microscope, je crus avoir affaire à des embryons malades ; je renouvelai l'inspection sur d'autres larves, puis sur d'autres encore, et je constatai toujours les mêmes rapports à cette période du développement, bien entendu, entre la coquille et l'embryon.

« Les premières observations faites vers le milieu de 1885 ont été reprises, à la fin du même mois, sur des pontes forcément très différentes, puisqu'elles avaient été obtenues beaucoup plus tard ; et j'ai retrouvé identiquement la même forme coïncidant avec la même période de développement.

[1] L. Boutan, *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle* (*Archives de zoologie expérimentale et générale,* t. III supplémentaire, 2e sér., 1885).

« D'ailleurs, quelque bizarre que soit cette disposition, elle ne doit pas être regardée comme ayant une importance primordiale. Elle ne persiste pas longtemps, en effet, et les organes de la larve reprennent peu à peu leur position normale.

« Ce changement de rapport entre la partie supérieure de l'embryon, la coquille et le manteau s'effectue par une sorte de torsion progressive ou de pivotement de toute sa partie supérieure. Il m'est arrivé fréquemment de trouver des larves dans la période transitoire, qui subissaient cette modification et dont le pied n'était plus exac-

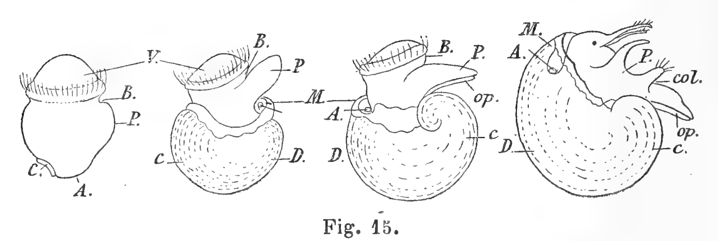


Fig. 15.

Principaux stades larvaires de la Fissurelle correspondant à la flexion ano-pédieuse et à la torsion larvaire.

A gauche, très jeune larve avec l'invagination coquillière.
La deuxième larve est arrivée à la flexion ano-pédieuse maximum.
La troisième larve vient de subir la tortion larvaire.
Enfin la quatrième larve, à droite, représente la fin du stade velligère.

A, anus ; *B*, bouche ; *C*, coquille ; *D*, côté opposé au tortillon d'abord ventral puis dorsal ; *M*, manteau ; *P*, pied ; *col*, collerette ; *op*, opercule.

tement superposé à la partie dorsale de la coquille et se trouvait déjà sensiblement reporté vers la face latérale.

« Quand la larve de la Fissurelle a achevé cette évolution partielle, et que le pied se trouve ainsi reporté au-dessus du tortillon, la larve a acquis définitivement tous les caractères d'une larve typique de Gastéropode. Son voile n'a pas encore pris tout son développement et n'est pas encore nettement bilobé, mais l'on voit que ce n'est là qu'une affaire de proportions. »

Évidemment, tout en observant et en signalant les faits, je les ai décrits dans la Fissurelle d'une façon insuffisante ; telle quelle, cepen-

dant, cette observation confirme dans ses traits principaux que nous avons signalés dans l'*Acmœa* et l'*Haliotis*.

William Patten [1], dans son beau mémoire sur le développement de la Patelle, a également dessiné la torsion primitive sans en comprendre la véritable signification.

Enfin, M. Robert [2], dans une monographie du Troche, a donné des figures très démonstratives, et son texte ne peut laisser aucun doute à ce sujet.

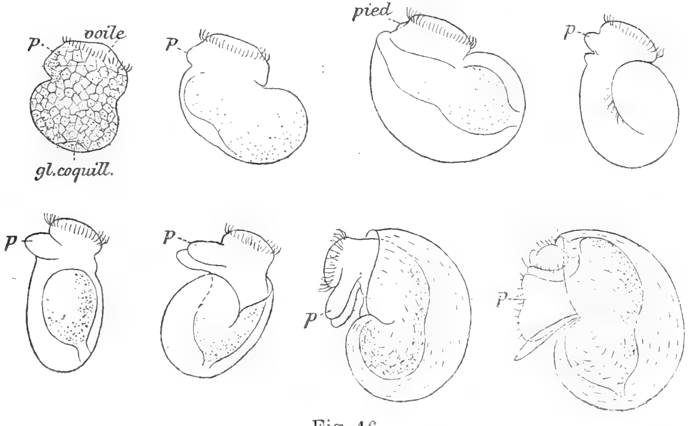


Fig. 16.

Phases du développement du Troque correspondant aux stades de la tortion larvaire, d'après M. A. Robert.

Voici, du reste, ce qu'il dit à ce sujet dans cet intéressant travail :

« Le fait le plus important du développement est qu'il permet de suivre sur le vivant la torsion si caractéristique dont le système nerveux et même le tube digestif et l'aorte nous ont montré des traces.

« Après une segmentation et une gastrulation incomplètement étudiées, le voile, le pied, la glande coquillière, apparaissent. Alors se produit une courbure exogastrique ; l'extrémité postérieure de l'embryon (futur sac viscéral) commence à se courber vers le dos. Ce n'est que lorsque la coquille a déjà pris une forme légèrement

[1] William Patten, *the Embryology of Patella* (*Arb. zool. hist. univers.* Wien, 1886).

[2] A. Robert, *le Troque* (*Trochus Turbinatus* Born), article publié dans la *Zoologie descriptive des formes typiques d'Invertébrés*. Paris, Octave Doin, éditeur, 1899.

nautiloïde indiquant un commencement d'enroulement, que la torsion se produit de droite à gauche (fig. 16). *Elle a lieu en quelques heures* et l'opercule se montre avant qu'elle ne soit entièrement achevée. Ensuite le voile se réduit ; les yeux, les tentacules apparaissent dans son champ. Les tentacules épipodiaux se forment d'avant en arrière et les papilles qui couvrent les tentacules apparaissent une à une.

« Les deux systèmes de torsion que peut subir un Gastéropode apparaissent donc ici nettement et indépendamment l'un de l'autre : 1° enroulement du sac viscéral[1] ; 2° torsion de la partie postérieure du corps par rapport à la tête et au pied qui restent symétriques[2]. »

Voyons maintenant comment les choses se passent dans les autres types de Prosobranches.

Je prendrai comme type la *Paludina* qui a été l'objet de nombreux et de beaux travaux et pour lesquels je puis utiliser, entre autres, les recherches de Bütschli[3] et celles d'Erlanger[4].

Après les faits que nous avons signalés précédemment, il suffit de se reporter aux trois figures reproduites d'après Bütschli (fig. 17), pour voir nettement que l'embryon de la Paludine subit la flexion ano-pédieuse et la torsion larvaire au même titre que les types précédemment étudiés.

Cependant Bütschli[5], qui a dessiné ces figures, pensait que la torsion se produisait par inégalité de croissance au niveau du sillon palléal (voir l'historique) et n'intéressait pas la coquille, et de fait, les figures de Bütschli pourraient laisser croire que l'anus, ou le

[1] L'enroulement du sac viscéral correspond ou coïncide, à mon avis, avec ce que j'ai appelé précédemment la *flexion ano-pédieuse*.

[2] Que nous avons caractérisé sous le nom de *torsion larvaire*.

[3] *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge* von O. Butschli (*Zeitschrift für Wissenschaft Zool.*, Leipzig, 1877).

[4] *Zur Entwicklung von* Paludina vivipara von R. Erlanger (*Morphologisch. Jahrbuch*, Leipzig, 1871).

[5] *Uber der asymmetrie der Gasteropoden* von O. Butschli (*Morphologisch. Jahrbuch*, Leipzig, 1887).

complexe anal, se déplace seul sans amener une rotation de la coquille de 180 degrés ; mais, si l'on examine les figures plus récentes (fig. 17) d'Erlanger, qui, lui non plus, cependant ne s'est pas rendu compte du phénomène de la torsion larvaire, on voit que la portion bombée de la coquille, que j'ai marquée de la lettre D,

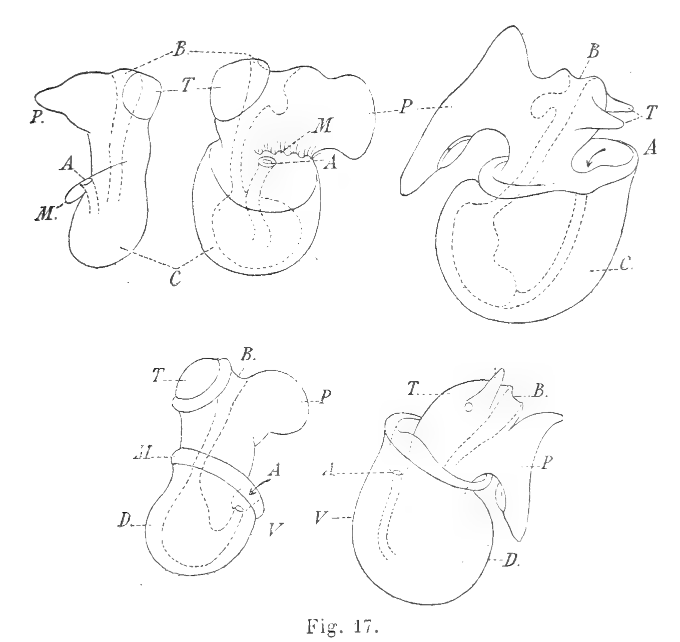


Fig. 17.

Stades larvaires de *Paludina vivipara.*

Nota. — Les trois figures en haut sont empruntées au mémoire de Bütschli, les deux placées en bas sont imitées des figures d'Erlanger.

A, anus; *B*, bouche; *P*, pied; *M*, manteau; *T*, tentacules; *C*, coquille; *D*, face d'abord dorsale de la coquille qui devient ventrale à la suite de la torsion larvaire; *V*, face d'abord ventrale qui devient dorsale à la suite de la même torsion.

change de place et de dorsale devient ventrale, d'après ses figures, comme dans les types précédemment étudiés.

Cet examen des dessins des deux savants auteurs, dessins faits indépendamment de la théorie que je cherche à développer, me paraît mettre hors de doute le phénomène de la torsion primitive, chez la *Paludina*, tel que je l'ai montré dans l'*Acmœa* et d'autres types de Prosobranches.

Il faut cependant noter que, d'après les figures de Bütschli et d'Erlanger, et d'après leurs descriptions, on n'observe pas chez la Paludine un rapprochement aussi complet du pied et de la coquille que dans les types étudiés précédemment. L'antagonisme de croissance entre le pied et la coquille paraît se produire plus tardivement, et l'on s'explique très bien que le déplacement de la coquille ait échappé à ces savants auteurs ; mais il ne faut pas oublier que la coquille est sécrétée par le manteau M, qui forme ici un bourrelet volumineux, et que ce bourrelet est interposé entre le pied et le manteau.

La présence de ce bourrelet, augmentant considérablement les dimensions de la coquille, suffit à expliquer que le conflit puisse se produire entre la coquille et le pied, malgré les faibles dimensions de la première.

Les Hétéropodes se rattachent-ils par le développement aux formes chiastoneures et présentent-ils le phénomène de la torsion larvaire ?

Je ne puis fournir de documents personnels sur la question, puisque je n'ai pas eu encore l'occasion d'étudier le développement d'aucun Hétiropode.

Cependant les figures fournies par Hermann Fol, sans indiquer clairement la réalisation de ce phénomène, nous permettent de supposer qu'une nouvelle étude permettrait de mettre en évidence non seulement le déplacement de l'anus, mais aussi la rotation consécutive de la coquille, nécessaire pour que nous ayons affaire à la torsion larvaire et que nous puissions homologuer ce développement à celui des Chiastoneures.

En somme, la question peut se résumer ainsi : l'anus d'abord ventral, devient dorsal chez les Hétéropodes ; il reste à savoir si la coquille tourne également de 180 degrés dans ces animaux, comme dans ceux que nous avons étudiés. La chose est vraisemblable, mais nous ne pouvons trancher la question, faute de documents.

XIII

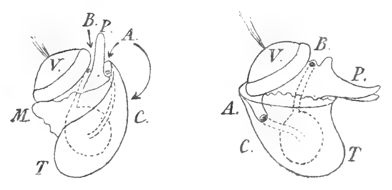
LA DÉVIATION LARVAIRE.

Nous avons constaté que, chez les Chiastoneures, l'asymétrie interne du corps se produit par le phénomène de la *torsion larvaire.*

Cette torsion larvaire se produit-elle aussi chez les autres Gastéropodes à système nerveux orthoneure?

Non.

Elle est remplacée, ainsi que les faits vont le prouver, par un phénomène absolument différent que j'appelle la *déviation larvaire.*



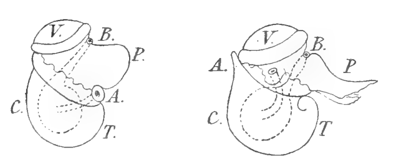


Fig. 18.

Schéma indiquant la différence entre la tortion larvaire et la déviation larvaire.

Qu'est-ce qui distingue fondamentalement la torsion larvaire de la déviation larvaire?

Dans la torsion larvaire, *non seulement l'anus*[1], *mais la coquille tout entière, subissent une rotation de* 180 *degrés, et le phénomène a lieu brusquement*, ainsi que nous l'avons démontré dans les chapitres précédents (fig. 18).

Dans la déviation larvaire, *l'anus seul subit un déplacement, à l'origine de moins de* 180 *degrés, la coquille garde sa position primitive, et le déplacement a lieu progressivement* (fig. 18).

Il y a donc, selon moi, une différence fondamentale dans la marche du développement, entre les formes de Gastéropodes, Chiastoneures et Orthoneures.

[1] Par l'anus, j'entends non seulement l'orifice terminal du tube digestif, mais encore la partie entourante du manteau, ce qu'on peut appeler *le complexe anal*, à condition de ne pas y faire entrer les branchies dont l'ébauche n'existe pas encore.

On voit que nous pouvons distinguer les deux phénomènes par eux-mêmes, sans nous préoccuper encore de la cause qui les a produits, cause que nous rechercherons dans un des chapitres suivants.

XIV

DÉVELOPPEMENT DE *PLANORBIS*.

Pour mieux préciser les faits, je m'adresserai tout d'abord aux types extrêmes, tels qu'on les rencontre chez les Pulmonés.

Si nous étudions un jeune embryon de Planorbe, nous retrouvons exactement les mêmes parties et la même disposition fondamentale au point de vue de la symétrie, que chez l'*Acmœa* ou l'*Haliotis*.

Le voile est, il est vrai, rudimentaire; mais la bouche, le pied et les cellules anales se trouvent disposés d'une façon typique (fig. 19).

Comment va évoluer cette larve? Va-t-elle subir une torsion primitive, comme dans l'*Acmœa* ou l'*Haliotis*?

Nullement. Le beau travail de Hermann Fol[1], publié il y a déjà longtemps et indépendamment de toute théorie, peut nous renseigner à cet égard.

Cette larve va se développer jusqu'au moment de l'éclosion, sans subir la torsion larvaire.

En effet, la coquille, pendant une longue période larvaire, ne forme qu'une petite calotte hémisphérique, qui ne gêne nullement le développement du pied; celui-ci peut s'étendre tout à son aise au-dessus de sa bouche, sans que rien ne s'oppose à son extension, d'ailleurs assez faible, ainsi qu'on peut le constater dans la figure 19.

Cependant, à mesure que le développement se poursuit, nous constatons que l'animal subit la flexion ano-pédieuse, à un moindre degré pourtant, que chez les Chiastoneures. L'anus se trouve, par conséquent, pincé entre le pied et la coquille (ou mieux le bourrelet

[1] Hermann Fol, *Embryogénie des Pulmonés* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, t. IV).

palléal qui entoure la coquille), sans que le contact s'établisse entre ces deux organes.

L'anus et la cavité palléale qui le contient se trouvent vraisemblablement dans une position défavorable, qui se corrige peu à peu par déviation du côté gauche (fig. 19) ; mais la coquille ne subit pas de déplacement, et sa face ventrale primitive reste la face ventrale définitive.

J'ai essayé de résumer les principaux traits du développement dans les figures 19 imitées de Hermann Fol et de C. Rabl. On voit qu'à partir de la deuxième figure l'anus commence à se dévier sur la gauche, sans que la coquille change de forme et de position.

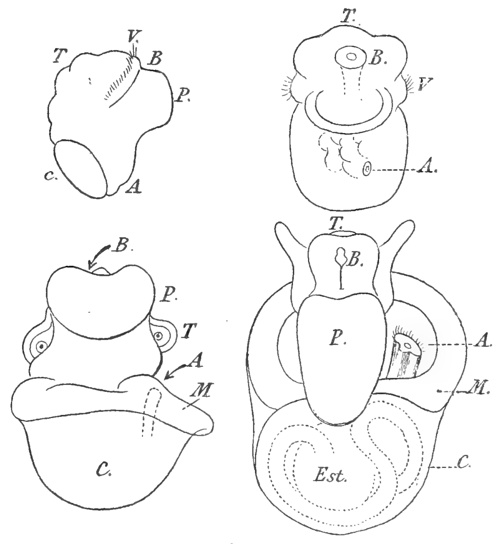


Fig. 19.

Quelques stades du développement de *Planorbis* (figures imitées d'Hermann Fol et de C. Rabl).

La première figure représente une larve très jeune vue de profil au stade symétrique.

Les trois figures suivantes, de plus en plus âgées, sont vues par la face ventrale, du côté du pied.

A, anus ou cellules anales ; *B*, bouche ; *C*, coquille ; *M*, manteau ; *P*, pied ; *T*, tête ou tentacules ; *V*, voile ; *est*, estomac.

Au moment de l'éclosion, avant que de nouveaux phénomènes se produisent, tous les ganglions se sont condensés et ont pris leur forme définitive. Quand l'éclosion a lieu, seuls les organes faisant partie de ce qu'on peut appeler à ce stade le *complexe anal*, se trouvent encore à l'état d'ébauche plus ou moins avancée, comme dans les larves de Chiastoneures, tandis que tous les ganglions nerveux sont formés d'une façon définitive.

A ce moment, la coquille va s'accroître rapidement, et nous en-

trons ici dans une nouvelle phase qui correspond à l'achèvement de la forme adulte.

Comme l'animal de l'*Acmœa*, l'animal de *Planorbis* reste sensiblement dans l'axe de la coquille, malgré le développement que prend celle-ci et l'enroulement se conserve sensiblement symétrique ; mais il y a là une position d'équilibre que la moindre influence peut rompre, comme le prouve le cas des coquilles de Planorbes déviées, et qui nous conduit alors à l'asymétrie secondaire de la coquille que nous avons observée chez l'*Haliotis*.

En résumé, le développement de *Planorbis* nous prouve que ce Pulmoné :

1° Ne subit pas la torsion larvaire des Chiastoneures ;

2° Subit seulement une déviation larvaire de l'anus, du côté gauche ;

3° Que, comme conséquence, la face ventrale de la coquille larvaire reste la face ventrale de la coquille durant toute la période larvaire ;

4° Que, jusqu'au stade adulte, *nous n'avons à signaler aucun phénomène de détorsion*, mais que, tout au contraire, l'anus est reporté de plus en plus haut vers la face dorsale.

XV

DÉVELOPPEMENT DE LA LIMACE ET DE L'ESCARGOT.

Le cas que nous avons choisi avec *Planorbis* est un cas particulier, puisque, dans le cas de *Planorbis*, la coquille s'enroule ventralement, sensiblement dans le plan médian du corps [1]. Voyons s'il s'applique aux Pulmonés à coquille rudimentaire ou sans coquille, et aux Pulmonés à coquille enroulée, dextres ou sénestres.

La Limace peut nous servir d'exemple pour les Pulmonés à

[1] Ceci n'est pas absolument exact, puisque *Planorbis* peut être considéré comme un animal sénestre à spire très raccourcie.

coquille rudimentaire, car son embryogénie est relativement bien connue.

Au début, nous trouvons une larve sans voile (fig. 20) qui, sauf ce caractère, rappelle la larve symétrique que nous trouvons au début de tous les développements des Mollusques.

Cependant, l'invagination coquillière prend naissance beaucoup plus près du pied que dans les exemples cités précédemment ; mais cette invagination, au moins dans *Arion rufus*, au lieu de donner

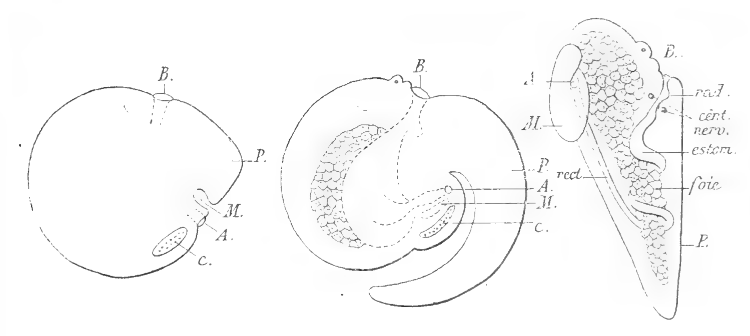


Fig. 20.

Trois stades du développement de la Limace.
(Les deux premières figures sont imitées d'Hermann Fol, la troisième est empruntée à une figure du docteur Guiart.)

A, anus ; *B*, bouche ; *C*, coquille ; *M*, manteau ; *P*, pied ; *rad*, radule.

naissance à une coquille étalée, se ferme et sécrète dans son intérieur une masse granuleuse calcaire qui représente la coquille.

Dans ces conditions, malgré le développement énorme que va prendre le pied (fig. 20), tout va se passer, dans les premiers stades du développement, comme dans le cas de *Planorbis ;* l'anus, d'abord médian et dans la position typique, va être entouré par le manteau qui est apparu sous forme d'une invagination antérieure à l'anus [1] et subir la courbure ano-pédieuse, très peu prononcée dans ce cas;

[1] On pourrait voir, dans ce fait d'une invagination antérieure à l'anus, une particularité remarquable ; en réalité, il n'en est rien et cette invagination ne représente qu'une faible partie du manteau primitif, c'est plutôt sa limite du côté du pied que le manteau lui-même en voie de formation.

puis, il va se déplacer latéralement, la coquille rudimentaire se rapprochant de plus en plus de la base du pied (fig. 20).

A partir de ce moment, qui correspond à l'époque de l'éclosion, l'allure du développement va changer.

Le pied prend, en effet, un volume énorme en arrière et, au moment de l'éclosion, il a acquis des dimensions tout à fait exagérées.

Par suite de cet accroissement inusité de l'organe locomoteur, l'anus et le manteau se trouvent reportés du côté de la face dorsale, et la coquille, réduite à quelques granulations calcaires, est également reportée sur le dos de l'animal. Ce phénomène tardif n'est nullement comparable à la torsion larvaire que nous avons observée chez les Chiastoneures. Comme chez *Planorbis*, à ce stade, le système nerveux a pris sa forme définitive, et ce déplacement secondaire du manteau et de la coquille n'influe nullement sur la disposition du système nerveux.

En résumé, malgré quelques différences de détail qui tiennent à ce que la coquille ne se développe jamais complètement et que le bord du manteau est très réduit, *tout se passe d'abord comme dans* Planorbis. *Nous ne constatons ici rien qui ressemble à la torsion larvaire des Chiastoneures. La déviation larvaire se double secondairement d'un rejet du manteau sur la face dorsale*, mais ce fait n'implique nullement la nécessité d'une torsion nouvelle et s'explique facilement par le faible développement de l'organe palléal et l'accroissement exagéré de l'organe locomoteur.

L'*Helix* constitue un type plus normal et peut nous servir d'exemple pour le développement des Pulmonés avec coquille fortement enroulée.

La figure extraite du célèbre mémoire de Fol et complétée par un dessin d'après nature qui représente deux stades avancés, nous montre, au début, une analogie presque complète avec ce que nous venons de décrire chez la Limace (fig. 21). Comme précédemment, nous devons noter l'absence de voile et un développement énorme

des réserves nutritives formant la partie la plus volumineuse de l'embryon.

Dans le cours du développement, on doit noter que la courbure ano-pédieuse est à peine sensible, par suite de l'abondance des réserves nutritives. La déviation latérale de l'anus se produit, d'ailleurs, comme dans les cas précédents, sans entraîner la rotation de la coquille. Les figures 21 nous dispensent de plus longues explications.

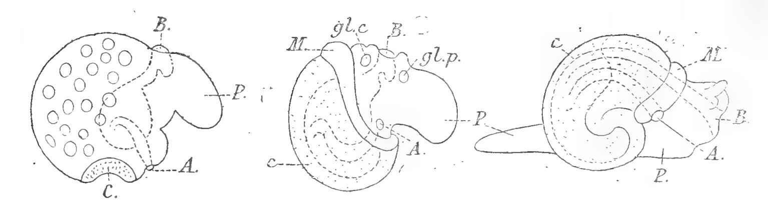


Fig. 21.

Trois stades du développement de l'*Helix*.
(La première figure imitée d'Hermann Fol.)

La première figure correspond au stade symétrique.
La deuxième représente la larve au moment où la coquille commence à se développer fortement et où l'anus est dévié sur le côté droit.
Enfin la troisième représente le stade où la coquille, qui commence à s'enrouler, se place dans une direction oblique par rapport à l'axe médian du pied.

A, cellules anales, anus et pneumostome; *B*, bouche; *C*, coquille ; *M*, manteau; *P*, pied; *glc*, ganglions cérébroïdes; *glp*, ganglions pédieux.

Au moment de la formation de l'adulte, les phénomènes redeviennent intéressants pour nous.

La coquille et le pied qui avaient gardé jusque-là des dimensions relatives peu considérables, au moins en ce qui regarde la coquille, vont se développer rapidement, et l'enroulement de la coquille se produit comme l'indique la figure 21. Ce phénomène, qu'on observe chez l'animal sur le point de devenir adulte, est indépendant de la torsion larvaire ou de la déviation larvaire.

Jusqu'à ce moment, le Pulmoné à coquille enroulée s'est comporté comme le Pulmoné à coquille symétrique ou le Pulmoné sans coquille; mais, à partir du stade où la coquille prend son grand déve-

loppement, le pied se place obliquement par rapport à elle et l'enroulement de la coquille devient dextre dans les cas normaux [1].

XVI

DÉVELOPPEMENT DE L'*ONCIDIELLA*.

On sait que les Oncidies sont des Mollusques à place indéterminée qui semblent se rapprocher, par la plupart de leurs caractères, des Pulmonés, mais qui présentent un anus terminal et semble extérieurement parfaitement symétrique, quoique leur organisation interne montre une certaine asymétrie, notamment pour le cœur et la glande génitale.

Le développement de l'*Oncidiella* est donc particulièrement intéressant à étudier dans le cas particulier qui nous occupe, à cause de la position médiane et terminale de l'anus.

La larve jeune a été dessinée par M. J. Joyeux-Laffuie [2] dans l'important travail qu'il a publié sur l'organisation et le développement de l'Oncidie (*Oncidiella*).

Elle présente les caractères typiques de la larve symétrique des Mollusques ; mais, au stade figuré, le pied ne s'est pas encore différencié sous forme d'une proéminence nettement marquée (fig. 22), et l'auteur n'a malheureusement pas figuré un stade un peu plus avancé où le pied devait faire saillie et où les cellules anales devenaient reconnaissables.

Fort heureusement, le texte du mémoire ne laisse pas de doute à ce sujet :

« Le pied, dit M. Joyeux-Laffuie, est un des premiers organes qui

[1] Dans les formes sénestres, le pied se place probablement obliquement, par rapport à la coquille, dans une position symétrique à celle qu'occupe du pied dans les formes dextres, mais c'est là une simple hypothèse que je n'ai pu soumettre au contrôle des faits.

[2] J. Joyeux-Laffuie, *Organisation et développement de l'Oncidie* (*Oncidium Celticum*, *Cuv.*) (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, t. X, 1882).

apparaissent chez l'embryon, au moment où l'embryon, à l'état de gastrula sphérique, commence à se déformer. Il se montre sous forme d'une sorte de bosse faisant saillie au-dessous de la bouche. A mesure que l'embryon se développe, cette protubérance s'accroît, ses dimensions verticales, primitivement à peu près égales aux dimen-

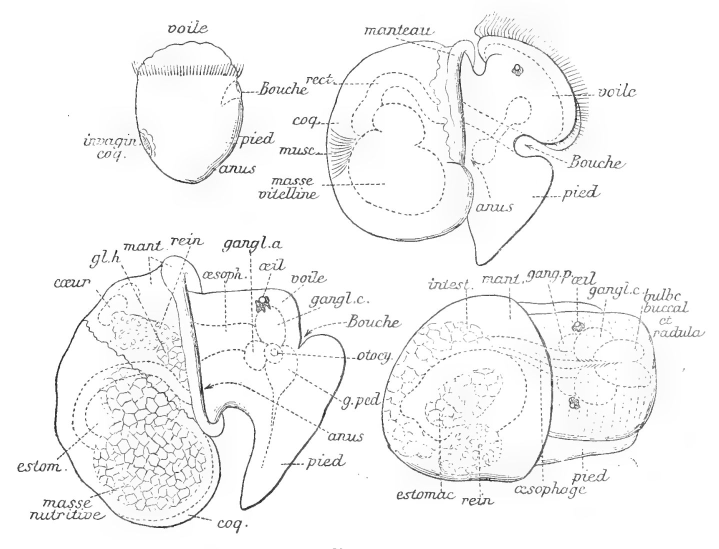


Fig. 22.

Quatre stades du développement de l'*Oncidiella*, d'après J. Joyeux-Laffuie.

La première figure représente la larve très jeune au stade symétrique.
La deuxième, la larve vue de profil au stade velligère.
La troisième, la larve au moment de la résorption du voile et de la chute de la coquille.
Enfin la quatrième, une larve presque adulte, vue par la face dorsale et fortement comprimée.

sions transversales, augmentent beaucoup plus rapidement que ces dernières, de sorte que cette bosse en forme de cône prend bientôt une forme de langue, en même temps qu'elle se pédiculise ; la face antérieure devient plane, l'extrémité inférieure se termine en pointe, tandis que l'extrémité supérieure, au-dessus de laquelle se trouve la bouche, est à peine arrondie et présente un bord légèrement échancré vers le milieu.

« Un peu après l'apparition des longs cils du bord du voile, on voit la saillie qui doit former le pied se couvrir de cils vibratiles petits, bien visibles qu'à de forts grossissements. Ils apparaissent d'abord près de la bouche ; puis gagnent progressivement toute la surface jusqu'à la pointe du pied. D'abord très petits, ils augmentent un peu en longueur, mais n'atteignent jamais que de faibles dimensions ; cependant, tout à fait à l'extrémité de la pointe du pied, se voit une houppe de cils plus longs que les autres.

« Les cils du pied persistent jusqu'au moment de la métamorphose, époque où, le voile disparaissant et la coquille tombant, l'animal commence à se servir de son pied comme organe de locomotion pour ramper à l'intérieur de l'œuf. »

La formation de l'invagination coquillière est normale, ainsi que l'indique la description de l'auteur.

« A ce moment du développement, ajoute M. J. Joyeux-Laffuie, on voit apparaître, en un point à peu près opposé à la bouche, une invagination ; c'est l'invagination préconchilienne qui va donner naissance à la coquille. En ce point, les cellules ectodermiques se multiplient plus rapidement que dans les points voisins ; mais, au lieu de faire saillie à l'extérieur, par exemple, comme pour le pied, elles déterminent une saillie à l'intérieur en s'invaginant. Il se creuse là une cavité qui ne tarde pas à prendre beaucoup d'extension, mais surtout en largeur et non en profondeur.

« On peut reconnaître le point où va se faire l'invagination préconchilienne à ce que les cellules ectodermiques, au lieu de se diviser comme dans les autres points de l'embryon, se divisent en rayonnant, ce qui produit bientôt une sorte de rosette qui s'enfonce en son centre et forme ainsi une invagination. La forme allongée des cellules s'aperçoit nettement lorsque l'on comprime un embryon latéralement. Ces cellules sont moins foncées que les cellules voisines, les granulations y sont en moins grande quantité. Peut-être cet éclaircissement est-il dû à leur rapide multiplication.

« Cette invagination préconchilienne, au lieu de se faire en pro-

fondeur, s'étend parallèlement à la surface et croît ainsi en grandeur. Dans son intérieur se forme la coquille, qui grandit au fur et à mesure que l'invagination augmente. Les premiers rudiments de la coquille sont difficiles à voir, et on ne la distingue nettement que lorsqu'elle a déjà atteint une certaine étendue ; cela tient fort probablement à sa grande transparence. Elle se montre d'abord sous forme de verre de montre et est située sur le dos de l'embryon ; puis, grandissant beaucoup plus vite du côté dorsal que du côté ventral, elle prend bientôt l'aspect d'un bonnet phrygien à sommet arrondi. Toujours elle m'a paru sensiblement symétrique ; mais je dois dire qu'il est fort difficile de reconnaître un léger degré d'asymétrie dans les conditions où on l'observe. »

Ce travail remonte à 1882, et, à cette époque, la technique n'avait point encore acquis son entier développement et l'on ne pratiquait guère de coupes en série dans les embryons ; cependant les indications fournies par ce travail sont très suffisantes pour nous rendre compte de l'évolution de l'Oncidie.

Un seul point reste obscur dans la description que fournit le savant professeur.

« L'observation de l'anus est difficile, dit-il, et je ne puis rien dire de précis sur sa formation, sur son époque d'apparition et sur les modifications qu'il subit. »

« Il est probable, dit-il plus loin, que l'anus se forme ici comme chez un grand nombre de Gastéropodes, par l'enfoncement de l'ectoderme. Situé primitivement du côté droit de l'animal, il se déplace et finit par occuper, chez l'adulte, la ligne médiane. »

Les faits exposés plus haut ne me permettent pas de partager l'avis de l'auteur, et je crois qu'une observation attentive des premières phases du développement nous montrerait tout d'abord l'anus sur la ligne médiane, et que ce n'est que plus tard que s'effectue son transport sur le côté droit.

Ces réserves faites, l'examen des figures publiées par M. Joyeux-Laffuie me paraît prouver que l'animal, d'abord symétrique à l'origine, comme toutes les larves de Mollusque, avait son anus ou tout au moins ses cellules anales placés entre la coquille et le pied, mais qu'à la suite de la flexion ano-pédieuse, la coquille larvaire s'est largement développée et qu'il s'est produit vraisemblablement un rapprochement entre la coquille et le pied.

La figure 22, nº 2, nous montre avec évidence la déviation latérale de l'anus, quoique l'orifice anal n'ait pas été dessiné par l'auteur et qu'il n'ait indiqué que le trajet du rectum.

Les traces d'asymétrie de l'Oncidie adulte s'expliquent donc par la déviation larvaire, mais la question la plus intéressante du développement de l'*Oncidiella* se pose maintenant.

Comment l'anus, au lieu de rester sur le côté, est-il ramené sur la ligne médiane ?

La figure 22, nº 3, que j'emprunte encore à M. Joyeux-Laffuie, me paraît l'indiquer suffisamment. La coquille larvaire, d'abord bien développée, cesse de grandir et le manteau seul s'étend sur toute la surface dorsale de l'animal. Cette coquille larvaire va disparaître aux stades suivants et le pourtour du manteau va s'accroître énormément, dépassant de beaucoup celui du pied.

Si nous comparons le développement de l'*Oncidiella* avec celui de la Limace, par exemple, nous constatons cette différence fondamentale : le manteau, au lieu de rester stationnaire dans son développement comme chez la Limace, a pris un développement en surface aussi considérable que celui du pied.

Par suite du développement de la périphérie du manteau, l'anus, primitivement dévié, doit se trouver reporté en arrière sur la ligne médiane. C'est un phénomène de régularisation secondaire, qui se produit à la fin de l'évolution larvaire ; il ne modifie qu'en partie l'asymétrie primitive causée par la déviation larvaire, et l'on pourrait la désigner sous le nom de *détorsion*, si ce mot n'avait été pris dans un autre sens.

XVII

DÉVELOPPEMENT DES OPISTOBRANCHES.

Dans les Opistobranches (Euthyneures marins) nous avons à envisager deux cas, celui des Nudibranches et celui des Tectibranches.

Quand on étudie la littérature sur le développement des Opistobranches, on est étonné de la pauvreté des renseignements qu'on y trouve. De nombreux travaux sont encore nécessaires pour nous fournir les renseignements indispensables sur ces animaux, et l'absence de documents précis est des plus regrettables.

J'ai dû, pour me guider et connaître avec précision la position des divers orifices de la larve des Nudibranches, reprendre l'étude sur le vivant de l'*Eolis papillosa.*

En colorant les larves, isolées de la ponte ou placées encore au milieu de la glaire, à l'aide de la coloration physiologique au bleu de méthylène[1], j'ai pu m'assurer, non seulement de la forme extérieure de la larve, mais reconnaître également la position de l'anus qu'il m'importait beaucoup de déterminer exactement.

La larve jeune nous montre la disposition symétrique du voile, de la bouche, du pied, de la coquille et des cellules anales, que nous avons déjà tant de fois signalée (fig. 23).

Le voile se développe rapidement et prend une forme bilobée, la coquille s'étale aux dépens de l'invagination coquillière et le manteau se rapproche du pied, pas assez, cependant, pour l'empêcher de s'étaler, ce qu'il fait sans difficulté, ainsi qu'on peut s'en assurer par l'observation directe. La coquille larvaire, qui va bientôt disparaître dans les stades ultérieurs, a pris la forme caractéristique représentée figure 23, à droite.

Le tortillon rudimentaire ne change pas de position, car on ne constate aucune torsion larvaire, mais sur des embryons de trois

[1] C'est après vingt-quatre heures environ de séjour de l'eau colorée en bleu que l'élection m'a paru la meilleure.

semaines environ (fig. 23), on assiste, comme chez les Pulmonés, à la déviation larvaire.

En effet, sur le côté droit du pied, le manteau s'est creusé d'une invagination palléale assez profonde, et à ce niveau on distingue,

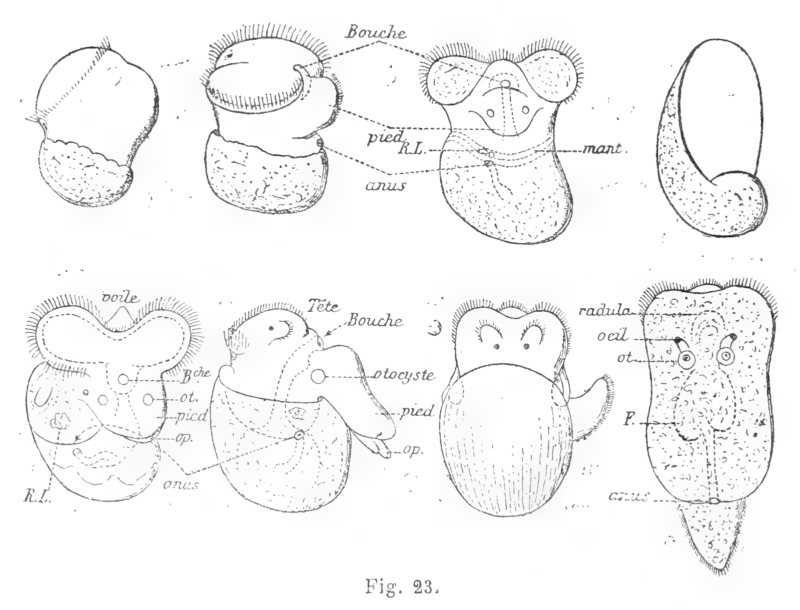


Fig. 23.

Principaux stades du développement d'*Eolis papillosa*.

La première figure représente la larve symétrique.
Les figures 2 et 3 montrent un embryon au stade velligère vu de profil et par la face pédieuse, de manière à mettre en évidence la déviation larvaire.
La figure 4 représente une coquille larvaire correspondant au stade suivant.
La figure 5 montre un embryon de trois semaines vu par la face pédieuse.
La figure 6, un embryon plus âgé vu de profil au moment de la disparition du voile.
La figure 7, un embryon vu par la face dorsale au moment de la formation de l'adulte.
Enfin la figure 8, empruntée à Schultze, représente une larve d'*Eolis exigua* après la disparition de la coquille.

lorsque la coloration physiologique est convenable, la partie terminale du rectum qui aboutit à l'anus, dans le voisinage d'un îlot de cellules fortement colorées et représentant un organe d'excrétion larvaire.

Sous l'action du bleu de méthylène, on aperçoit également un

point coloré en vert situé dans la profondeur du corps, non loin de l'otocyste, et dont la signification reste énigmatique. Est-ce une glande larvaire ? Je n'ai pu trancher la question.

Le voile vers ce stade s'est encore agrandi, mais il est fortement échancré en son milieu, point où s'ouvre la bouche (fig. 23, deuxième ligne).

La coquille a cessé de s'accroître. Elle semble avoir pris son maxi-

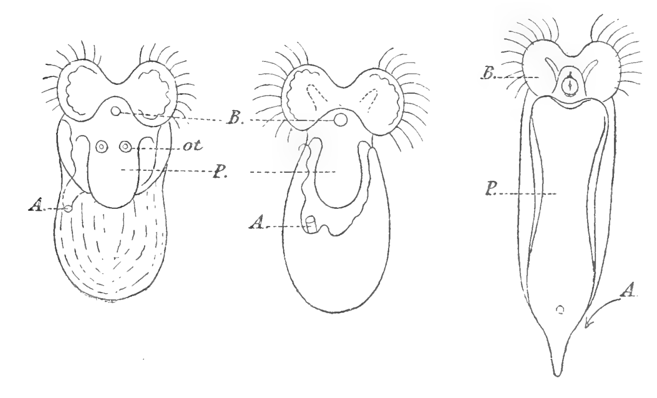


Fig. 24.

Figures schématiques montrant l'interprétation du développement de *Tergipes Edwarsii* étudié par Nordmann.

(Les trois figures représentent des larves de plus en plus âgées à partir du stade velligère, après que la déviation larvaire de l'anus a atteint son maximum. Elles sont destinées à faire comprendre comment se produit la régularisation qui ramène l'anus sur la ligne médiane.)

Toutes les larves sont représentées vues par la face pédieuse ou ventrale.

mum de développement, et lorsque l'animal est sorti de la glaire (trois semaines au moins après la ponte), on constate que la coquille, légèrement asymétrique du côté gauche, mais très faiblement enroulée, est sur le point de disparaître.

On arrive alors au stade qui a déjà été représenté par Schultze pour le développement d'*Eolis exigua*, où la coquille est tombée et où l'anus est devenu médian (fig. 23).

Les faits précédents nous permettent d'interpréter les observations

de Nordmann[1], qui a publié, il y a longtemps, un mémoire sur le développement de *Tergipes Edwarsii* (fig. 24).

Le procédé de développement qui nous paraît comparable à celui que nous avons essayé de mettre en évidence dans *Oncidiella.* Le pourtour du manteau, prenant un accroissement aussi considérable que le pied, l'anus se trouve ramené sur la ligne médiane par un

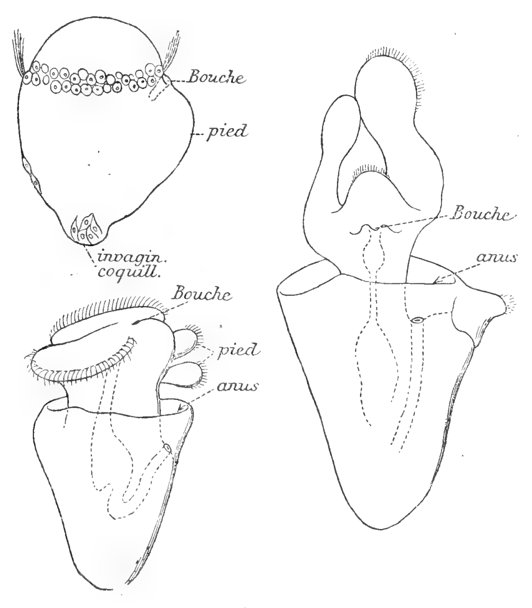


Fig. 25.

Trois stades du développement de *Cavolinia dentata* destinés à montrer la déviation larvaire chez les Ptéropodes.

phénomène de régularisation qu'on pourrait désigner sous le nom de *détorsion*, si ce mot n'avait été employé dans un tout autre sens par certains auteurs.

Nous reviendrons plus longuement sur ce sujet dans la troisième partie de ce travail, au moment de la discussion des faits.

Je n'oserai pas être aussi affirmatif sur le développement des autres Nudibranches, tels que les Doris.

[1] NORDMANN, *Tergipes Edwarsii, développement* (*Annales des sciences naturelles*, 3e sér., t. V, 1846).

Il serait très intéressant de voir comment l'anus devient dorsal chez ces animaux, mais si le phénomène de la déviation larvaire et l'absence de torsion larvaire sont faciles à mettre en évidence, nous manquons de documents pour expliquer la position de l'extrémité rectale chez ces animaux.

Je n'ai pas non plus à citer d'observations personnelles sur les Tectibranches; cependant, le travail bien connu de Blochmann[1] sur l'*Aplysia limacina* me paraît confirmer mes vues quant à la position de l'anus sur la larve symétrique.

Le cas des Tectibranches me paraît se rapporter, au point de vue de la position de la coquille et de l'anus, par rapport au pied, à celui des Limaces analysé plus haut, où le manteau et la coquille prenant un accroissement relativement faible par rapport au pied, ces deux organes se trouvent reportés sur la face dorsale par le développement exagéré de l'organe locomoteur.

A côté des Opistobranches nous devons signaler également les Ptéropodes.

Nous n'avons pu étudier sur le vivant les larves de ces animaux, mais les belles figures d'Hermann Fol sur le développement de *Cavolinia tridentata* (fig. 25) me paraissent établir clairement l'absence de torsion larvaire. La déviation larvaire est au contraire des plus faciles à reconnaître dans les trois figures que nous donnons plus haut.

[1] F. Blochmann, *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gasteropoden* (*Zeitsch. f. Wissensch. Zool.*, Bd. XXXVI, 1883).

TROISIÈME PARTIE.

DISCUSSION DES FAITS ET CONCLUSIONS.

XVIII

CONSÉQUENCES A TIRER DES FAITS FOURNIS PAR L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DANS LES DIFFÉRENTS TYPES DE GASTÉROPODES.

L'*Acmœa*, larve parfaitement symétrique à l'origine, nous a montré une coquille régulière et symétrique. Cette coquille[1], en s'accroissant vers le pied, refoule l'anus (flexion ano-pédieuse), puis arrive au contact du pied, l'enveloppe en avant et le maintient redressé contre le voile.

Voilà les premiers faits que nous avons observés.

Puis, brusquement, la larve subit la *torsion larvaire* et nous voyons que, par suite d'une rotation de 180 degrés, les rapports entre le pied et la coquille se trouvent changés, la portion ventrale de la coquille devenant la portion dorsale, et l'anus, situé au-dessous du pied, se plaçant sur le dos de l'animal.

Voilà la seconde catégorie de faits que nous avons observés.

A partir de cette torsion, la larve, restée symétrique en apparence, parce que la coquille n'a subi aucune déformation, mais profondément modifiée au point de vue de la symétrie interne de ses organes, continue à se développer et donne naissance, par une série de transitions, à l'animal adulte, muni d'une coquille symétrique, qui provient, par accroissement direct, de la coquille larvaire.

Voilà la troisième catégorie de faits résumée.

Nous pouvons en conclure tout d'abord que *l'asymétrie interne de l'*Acmæa, *consécutive à la torsion larvaire, n'est pas causée par la forme asymétrique de la coquille.*

[1] Par coquille, je sous-entends coquille et manteau qui lui donne naissance.

Chez l'*Haliotis*, les deux premières catégories de faits se trouvent reproduites dans leur ensemble (courbure anale, torsion larvaire); mais, à partir du stade où l'animal se transforme en adulte, nous constatons une modification importante.

La coquille larvaire restée symétrique à la suite de la torsion, se poursuit, lorsque l'animal commence à ramper avec son pied, sous forme d'une coquille qui s'agrandit considérablement du côté droit.

La coquille larvaire, par suite de cette croissance asymétrique des lames calcaires du test, se penche de plus en plus sur le côté gauche et prend l'apparence, mais l'apparence seulement, d'une coquille asymétrique enroulée sur le côté.

Nous pouvons conclure immédiatement de ces faits, qu'*il y a indépendance, au moins dans les deux types considérés, entre la torsion larvaire* (qui laisse, entre autres traces, la chiastoneurie du système nerveux) *et l'enroulement de la coquille.*

De plus, puisque l'*Acmœa,* qui a subi la même torsion larvaire que l'*Haliotis*, garde pendant toute sa vie une coquille symétrique, quoique ses principaux organes et, en particulier le système nerveux soient tordus, *nous pouvons en déduire que la torsion larvaire peut coïncider avec une symétrie complète de la coquille et qu'il y a indépendance entre le phénomène de la torsion larvaire et celui de l'enroulement de la coquille.*

Ceci est une conclusion directe et qui n'a rien d'hypothétique.

Nous pouvons conclure avec autant de certitude, en nous appuyant sur l'exemple de l'Haliotide, que la torsion larvaire peut se produire comme dans le cas précédent, *mais qu'à la coquille larvaire symétrique peut succéder, par voie directe, une coquille adulte asymétrique et dextre.*

L'étude des autres formes chiastoneures archaïques (Fissurelle, Patelle, Troque, etc.), montre que la torsion larvaire est un phénomène général chez ces animaux; mais l'exemple de la Paludine semble indiquer que, dans certains Prosobranches, la torsion larvaire ne se

produisant que lorsque la coquille s'est suffisamment rapprochée du pied, cette torsion larvaire peut être quelque peu retardée lorsque ce rapprochement s'effectue relativement tard.

La chiastoneurie du système nerveux coïncide dans tous les développements étudiés avec la torsion larvaire et *l'exemple de l'*Acmæa *prouve que la chiastoneurie est la conséquence de la torsion larvaire.*

Le développement de l'*Acmœa* démontre également que *la torsion larvaire suffit pour imprimer le caractère d'asymétrie interne au Mollusque qui se développe extérieurement d'une manière symétrique.*

Telles sont les premières conséquences que nous pouvons immédiatement tirer de l'examen des faits exposés.

La première catégorie de faits que nous avons observés chez l'*Acmœa* concorde avec l'observation de Pelseneer, relative à la courbure anale (désignée sous le nom de *torsion ventrale* par cet auteur), avec ceci en plus, que le déplacement de l'anus vers le pied est causé nettement, chez l'*Acmœa* et l'*Haliotis*, par le déplacement du bourrelet palléal et l'accroissement de la coquille.

La deuxième catégorie de faits concorde avec les observations de Bütschli sur le déplacement du complexe anal (réduit à la cavité du manteau, à l'anus et aux reins primitifs [1]), avec ceci en plus que chez l'*Acmœa* et l'*Haliotis*, le déplacement du complexe anal, résultat de la torsion larvaire primitive, est accompagné de la rotation de la coquille et se produit avec une brusquerie qui ne saurait s'expliquer seulement par une croissance inégale du bord du manteau, croissance à laquelle il faudrait supposer une rapidité vertigineuse, si elle était la cause efficiente du phénomène.

L'étude rapide que nous avons faite des Pulmonés et des Opistobranches marins nous a montré que, chez *Planorbis*, *Limax* et *Helix*, la première partie de l'évolution suivait très sensiblement la même marche.

[1] Nous ne pouvons, en effet, faire figurer dans le complexe anal larvaire les branchies.

L'œuf encombré de matériaux nutritifs évolue à l'abri d'une coque épaisse. La flexion ano-pédieuse est faible, presque virtuelle dans le cas de l'*Helix*. La coquille et le manteau se développent peu, tandis que le pied, au contraire, prend relativement de fortes dimensions.

Voici la première catégorie de faits que nous a montré le développement des Pulmonés.

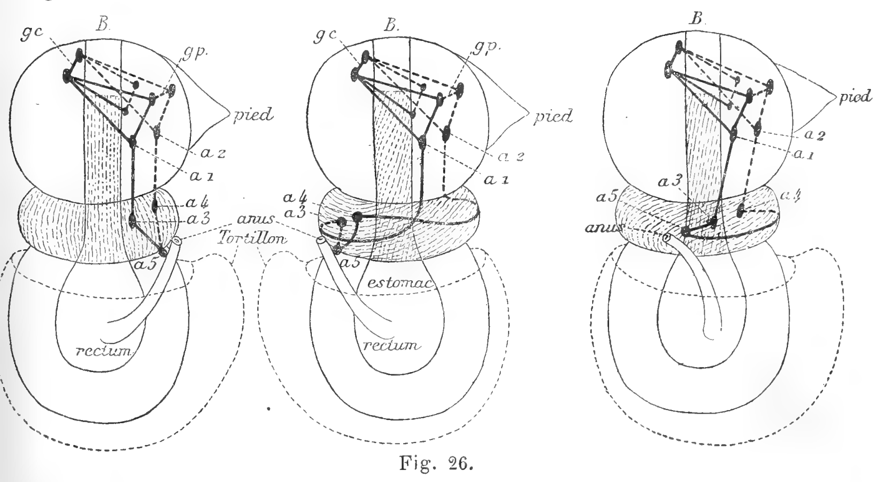


Fig. 26.

Schéma indiquant comment se produit l'asymétrie dans les Gastéropodes.

La figure à gauche représente une forme symétrique qui n'aurait subi ni torsion ni déviation larvaire.
La figure au milieu représente la forme chiastoneure après la torsion larvaire.
La figure à droite représente la forme orthoneure après la déviation larvaire.

B, bouche ; *gc*, ganglions cérébroïdes ; *gp*, ganglions pédieux ; a_1, a_2, ganglions palléaux ; a_3, a_4, a_5, autres ganglions du centre asymétrique (ganglions sus-intestinal, sous-intestinal et viscéral),

Vainement, j'ai cherché, chez eux, une indication de la torsion larvaire que j'avais mise en évidence dans les Chiastoneures : *c'est là que se trouve le fossé qui sépare les deux formes principales des Gastéropodes.*

Au lieu de la torsion larvaire entraînant la rotation de toute la partie inférieure du corps de l'animal, nous avons constaté une simple déviation portant exclusivement sur la région anale.

J'ai essayé de traduire cette différence, qui me paraît capitale, et qui donne la clef des différences que l'on constate entre les Chiastoneures et les Orthoneures dans le schéma figure 26.

Que l'on suppose deux boules solides réunies, comme l'indique la figure 26, par un anneau de caoutchouc traversé lui-même par un tube en caoutchouc pénétrant dans l'intérieur des deux boules.

La boule supérieure représente la tête et le pied du Mollusque; la boule inférieure, la partie inférieure du corps recouverte par le manteau et la coquille.

L'anneau de caoutchouc figure le bourrelet périphérique du manteau, avec l'anus attaché en l'un de ses points.

Le tube de caoutchouc imite la partie antérieure du tube digestif (l'œsophage moins le bulbe radulaire et la bouche proprement dite).

Si nous tournons la boule inférieure de 180 degrés, en maintenant fixe la boule supérieure, ainsi que le représente la figure 26 (au milieu), nous imiterons la torsion larvaire et nous fabriquerons un Chiastoneure.

Si nous maintenons les deux boules fixes et que nous pressions entre les doigts l'anneau de caoutchouc (fixé aux deux boules et au tube central) en lui imprimant un mouvement de rotation, nous imiterons la déviation larvaire et nous fabriquerons un Orthoneure.

Maintenant que nous avons précisé notre pensée et indiqué d'une manière simple la différence fondamentale qui sépare le développement des Chiastoneures et des Orthoneures, poursuivons l'examen rapide des faits.

Après la déviation larvaire et l'établissement définitif d'un certain nombre d'organes, *Planorbis*, *Limax* et *Helix* cessent de se comporter de la même façon; nous approchons, en effet, de l'époque de l'éclosion et les larves vont prendre les caractères de l'adulte.

Dans la Limace, le pied se développe beaucoup, la tête et le cou s'allongent, tandis que le manteau et la coquille restent rudimentaires.

Dans la Planorbe, le pied et la coquille prennent un développement moyen, et la coquille reste sensiblement dans l'axe du corps.

Enfin dans le Limaçon, la coquille s'accroît plus que le pied. Elle est déviée sur le côté et ne reste plus dans l'axe du corps.

Tout ceci constitue des phénomènes secondaires indépendants des premiers phénomènes observés. Si nous considérons maintenant les types moyens représentés par les Opistobranches marins, nous trouvons d'abord l'Oncidie, que nous pouvons prendre comme type intermédiaire. Son développement se rapproche de celui des Pulmonés par la flexion ano-pédieuse et par la déviation larvaire, mais sa coquille, destinée à disparaître par la suite, se développe de meilleure heure, sans cependant gêner l'extension du pied.

Après la chute de cette coquille, on constate un accroissement considérable de la périphérie du manteau et du pied, et une régularisation qui ramène l'anus sur la ligne médiane. Ce fait, que nous n'avions pas constaté chez les Pulmonés, se retrouve chez les Nudibranches tels que l'*Eolis* et représente l'inverse de ce que nous avions observé dans la Limace.

Sur les Tectibranches, nous n'avons que peu de renseignements; cependant, eux aussi, ne paraissent subir que la déviation larvaire. Leur évolution semble se rattacher en partie à celui d'une Limace dont la coquille se serait faiblement développée.

Comme chez les Pulmonés sans coquille, cette dernière, chez les Tectibranches, se développe généralement très peu, et la partie pédieuse et céphalique prédomine de beaucoup.

Comment expliquer, dans ces conditions, que l'Actéon, par exemple, tout en présentant l'organisation d'un Orthoneure typique, ait un système nerveux assez dévié pour qu'on l'ait rapproché du système nerveux d'un Chiastoneure ?

Je ne puis, pour le moment, fournir une explication complète de ce fait. On peut supposer, cependant, que la différence notable que l'on a constatée, à ce point de vue, entre la Limace et l'Actéon doit

tenir à ce que le déplacement secondaire, qui se produit au moment de l'éclosion, chez la Limace, et qui refoule la coquille ou tout au moins le manteau sur le dos de l'animal, doit se produire de très bonne heure chez l'Actéon à un moment où les ganglions nerveux ne se sont pas encore différenciés de l'ectoderme et peuvent être encore entraînés par le déplacement des téguments.

En passant en revue rapidement le développement des Pulmonés avec ou sans coquille et des Opistobranches avec ou sans coquilles, jusqu'à un stade voisin de l'adulte et en laissant de côté, pour le moment, l'enroulement de la coquille, nous avons constaté :

1° Que les embryons de ces animaux subissent, comme les embryons des Gastéropodes chiastoneures, la courbure ano-pédieuse à des degrés très divers qui semblent être sous la dépendance de la plus ou moins grande abondance des réserves nutritives;

2° Que, chez aucun de ces animaux, nous n'observons la torsion larvaire, comme nous l'avions constatée chez les Chiastoneures ;

3° Que, chez tous, nous constatons la déviation larvaire reportant l'anus (complexe anal) sur le côté du corps soit à droite, soit à gauche, selon que nous avons affaire à une forme sénestre ou à une forme dextre.

Il existe donc une différence fondamentale dans le cours du développement entre les Gastéropodes chiastoneures et les Gastéropodes orthoneures.

Nous pouvons nous demander maintenant quelle est la cause de la torsion larvaire et de la déviation larvaire ?

Les différents faits signalés chez l'*Acmœa* et l'*Haliotis* ne peuvent se concilier avec l'hypothèse de Lang, qui admet, pour expliquer l'asymétrie du corps des Mollusques, une cause mécanique, le défaut d'équilibre de la coquille, dont le déplacement du centre de gravité amènerait d'abord la chute de cette coquille sur le côté et

ensuite le déplacement du complexe anal (voir pour plus de détails l'historique).

Ils ne peuvent pas davantage se concilier avec l'hypothèse de Plate, qui admet comme cause mécanique le développement inégal du foie, puisque cet organe se trouve à l'état d'ébauche rudimentaire au moment de la torsion larvaire.

Nous avons ainsi éliminé les causes mécaniques invoquées jusqu'ici pour expliquer la torsion du corps et l'enroulement de la coquille. Il en est une cependant qui se présente tout naturellement à l'esprit, quand on se retrace la série des faits que nous venons de signaler.

Dans l'*Acmœa*, comme dans l'*Haliotis*, le rapprochement de l'anus et du pied s'est produit au moment où la coquille prenait un développement considérable vers le pied, et il est arrivé un moment où cet accroissement a été tel, que la coquille a maintenu le pied redressé contre le voile, dans une position qui paraît très défavorable à l'animal.

Il en est de même chez les autres Chiastoneures.

Chez aucune forme orthoneure, nous n'avons constaté le même phénomène.

Chez les Orthoneures, en effet, si la coquille embryonnaire prend un grand développement (Nudibranches), elle est caduque. Dans les autres cas, son développement embryonnaire est trop faible pour amener un conflit véritable entre la coquille et le pied.

Le rapprochement de ces deux organes n'a eu pour effet qu'une déviation de l'anus.

Il semble donc légitime de dire *que, chez les Gastéropodes, lorsqu'après le stade symétrique, l'antagonisme de croissance, entre le pied et la coquille, est tel que l'extension du pied devient impossible, l'asymétrie se produit par la torsion larvaire.*

L'étude du développement des Pulmonés et des Opistobranches montre, au contraire, que lorsque l'antagonisme de croissance de la coquille et du pied ne se produit que dans une faible mesure et sans

empêcher l'extension du pied, *la torsion larvaire est remplacée par la déviation larvaire et l'asymétrie du Mollusque est beaucoup moins profonde* (orthoneurie au lieu de chiastoneurie).

Dans tous les cas, il paraît logique d'admettre que la cause principale de l'asymétrie des Gastéropodes réside dans l'antagonisme de croissance, entre le pied et la coquille.

L'étude des autres Mollusques confirme encore cette conclusion.

XIX

POURQUOI LE NAUTILE PARAIT A L'ENVERS DANS SA COQUILLE.

Les échantillons de Nautile sont choses relativement rares dans nos collections, et ce n'est d'ordinaire qu'après avoir manipulé un certain nombre de Gastéropodes, que les naturalistes ont occasion d'étudier les échantillons complets de ces Céphalopodes.

L'impression qu'on éprouve généralement, lorsque l'animal est entier et en position dans sa coquille, est que le Nautile est placé à l'envers, par rapport à cet organe.

A quoi tient cette impression?

Évidemment à ce que les autres Gastéropodes que nous avons d'habitude sous les yeux ont une position inverse à celle que nous observons chez le Nautile.

Si les Nautiles étaient actuellement aussi abondants qu'aux temps géologiques et si les naturalistes commençaient l'éducation de leur œil par cet animal, il ne me paraît pas douteux qu'à la vue du premier Gastéropode qu'ils auraient occasion d'examiner, ils éprouveraient l'impression que ce sont ces derniers animaux qui sont à l'envers dans leur coquille.

Si nous considérons, en effet, l'anatomie du Nautile ainsi que de tous les Céphalopodes vivants, nous constatons une symétrie bilatérale bien nette, tous les organes sont pairs; la bouche, le pied et l'anus sont placés du même côté sur la ligne médiane.

En comparant, maintenant, cet animal adulte à la forme larvaire

d'un Chiastoneure avant la torsion, nous trouvons exactement la même position relative des différents organes.

La différence réside seulement dans le perfectionnement de ces organes. Si le Gastéropode chiastoneure ne subissait pas de torsion, la coquille prendrait, par rapport à lui, les mêmes rapports que dans le Nautile, à moins que des phénomènes secondaires n'interviennent pour modifier cette disposition primitive dans le cours de l'évolution.

Quoique le développement du Nautile soit inconnu, on peut donc préjuger, d'après les considérations précédentes, que, dans cet animal, la coquille larvaire doit se développer de bonne heure et prendre l'aspect qu'elle a dans une forme chiastoneure, telle que l'*Acmœa*, par exemple.

Le Nautile doit donc subir, à l'état larvaire, la flexion ano-pédieuse constatée chez tous les Gastéropodes, mais particulièrement accentuée chez ces derniers.

Pourquoi ne subit-il pas la torsion larvaire?

Vraisemblablement à cause du faible développement de son pied qui prend naissance autour de la bouche et n'a pas de tendance à s'étaler.

L'enroulement nautiloïde, commencé en arrière, se poursuit en arrière. S'il est semblable à celui de la larve du Chiastoneure avant la torsion, il est, cependant, en sens contraire de celui des Orthoneures. Ce fait tient à ce que, chez le Nautile, il ne se produit aucune des causes secondaires qui tendent à modifier le sens de l'enroulement.

La coquille de l'Orthoneure se moule sur la masse viscérale ; il n'en est pas de même chez le Nautile, qui sécrète successivement des cloisons et abandonne une partie de sa coquille qui n'est plus occupée que par le siphon cardiaque.

Le bord dorsal de la coquille du Nautile paraît donc correspondre au bord ventral de la coquille d'un Gastéropode chiastoneure, et l'on peut à son sujet formuler l'hypothèse suivante que l'étude attentive

de son développement pourrait seule asseoir d'une manière définitive :

Le Nautile subit aussi complètement que les Gastéropodes la courbure ano-pédieuse, mais se développe ensuite symétriquement, parce que l'antagonisme de croissance entre le pied et le manteau ne peut se produire, malgré l'énorme développement de la coquille, par suite d'une adaptation tentaculaire du pied.

D'ailleurs, comme le font remarquer MM. Fischer et Bouvier [1], la coquille peut, sous une influence inconnue, s'enrouler en arrière, en spirale dextre ou sénestre chez quelques Céphalopodes ; malheureusement, les espèces (Turrilites) qui présentent cette conformation sont fossiles.

XX

POURQUOI L'ACÉPHALE RESTE SYMÉTRIQUE.

De même que pour Céphalopode, nous nous expliquons la symétrie qui existe chez l'Acéphale adulte par suite du développement moyen du pied, *qui n'est nullement gêné dans son évolution par le développement de la coquille.*

En un mot, l'Acéphale reste un animal symétrique, parce que, dans le cours de son développement, la cause qui rompt la symétrie du Gastéropode n'existe pas pour lui.

Si nous étudions le développement d'un Acéphale, nous voyons, à l'origine, une larve ciliée (fig. 27) qui est tout à fait comparable à la larve de l'*Acmæa*.

Comme dans l'*Acmæa*, la bouche, le pied et l'anus se trouvent sur la ligne médiane.

La seule différence réside dans la coquille, et cette différence peut même disparaître dans les larves monstrueuses d'*Acmæa* (fig. 27).

La coquille de l'Acéphale prend, il est vrai, un développement

[1] Fischer et Bouvier, *Recherches sur l'asymétrie*, *loc. cit.*, p. 179.

considérable ; mais, au lieu de rester entière et de former une sorte de bouclier qui refoule le pied vers le haut comme dans l'*Acmœa*, elle se divise en deux parties, qui laissent subsister une large fente dans la partie qui correspond à l'anus et au pied.

Ce dernier peut donc s'étendre librement ; son développement peut s'effectuer tout à son aise. L'animal, pour l'étendre, n'a besoin d'opérer aucun mouvement de rotation.

Je suis donc amené à dire que l'Acéphale reste symétrique, parce que le développement réciproque de la coquille et du pied peut se faire sans que ce dernier organe soit gêné dans son extension et sans que l'anus soit obligé de quitter la ligne médiane.

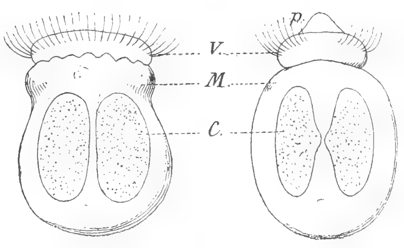


Fig. 27.

A gauche, une larve monstrueuse d'*Acmœa*, dans laquelle l'invagination coquillière donne naissance à une coquille divisée sur la ligne médiane.
A droite, une larve d'Acéphale au commencement du stade velligère.
(Les deux larves sont représentées par la face dorsale.)

Je ferai remarquer en outre que, si l'on admet que la symétrie de l'Acéphale se maintient par suite de l'absence de conflit entre le pied et la coquille, il devient, dès lors, très facile d'expliquer les nombreux traits de ressemblance qui existent entre les Acéphales et quelques Gastéropodes.

Au lieu de vouloir comparer les choses qui ne sont comparables, comme M. Wegman l'a essayé, par exemple, à propos de l'*Haliotis*[1], n'est-il pas plus naturel d'admettre, en constatant les ressemblances que présentent certains organes dans les Acéphales et dans les Gastéropodes, de dire que ces animaux dérivent tous deux d'un type symétrique, et que les Gastéropodes qui présenteront le plus de ressemblance, le plus de points communs avec l'Acéphale, seront ceux

[1] Henri Wegman, *Anatomie de l'*Haliotis (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1884).

qui ne subissent qu'une première torsion à un stade très jeune et qui, à partir de ce moment, se régularisent sans que leur organisme subisse de nouvelles déformations?

Une différence profonde continuera à subsister au point de vue du système nerveux, déjà ébauché à cette époque larvaire : mais les autres organes qui feront ensuite leur apparition pourront présenter une analogie frappante avec ceux des Acéphales.

Si la coquille, par exemple, reste symétrique, que l'anus se trouve reporté sur la ligne médiane du corps dans une cavité assez vaste et symétrique, il se constituera des branchies et des reins symétriques comme dans l'Acéphale.

Si, au contraire, le pied de l'Acéphale ou une partie de cet organe prend un développement exagéré chez l'adulte, il peut arriver, comme chez l'Anomie [1], qu'il y ait conflit avec la coquille et il se produira une asymétrie secondaire qui peut masquer la symétrie primitive et typique de l'Acéphale.

XXI

LES SOLENOCONQUES.

Les Solenoconques forment un groupe intermédiaire entre les Gastéropodes et les Acéphales. Symétriques comme les Acéphales, ils ont cependant les principaux organes qu'on trouve chez les Gastéropodes (la radula, etc.).

Depuis le célèbre mémoire de M. de Lacaze-Duthiers [2], on connaît les particularités remarquables que présente le Dentale à l'état adulte et à l'état larvaire.

Voyons si, à l'aide du critérium que nous avons adopté, nous pouvons expliquer sinon sa forme, au moins son apparence symétrique.

Chez l'adulte, nous constatons que le pied n'a pas le développement ordinaire qu'il présente chez les Gastéropodes; au lieu de s'éta-

[1] De Lacaze-Duthiers, *Organisation de l'Anomie* (*Annales des sciences naturelles*, 1864).

[2] De Lacaze-Duthiers, *Organisation et développement du Dentale* (*Annales des sciences naturelles*, 1856 et 1857).

ler, il forme un organe allongé, trilobé, qui sort par l'extrémité d'un long tube qui constitue la coquille. Le Dentale ne présente donc, par rapport aux autres Gastéropodes, que l'organe locomoteur faiblement développé.

Le développement va nous fournir la clef de son organisation si remarquable.

Au premier abord, la larve jeune paraît très différente de celle de l'*Acmœa* (fig. 3).

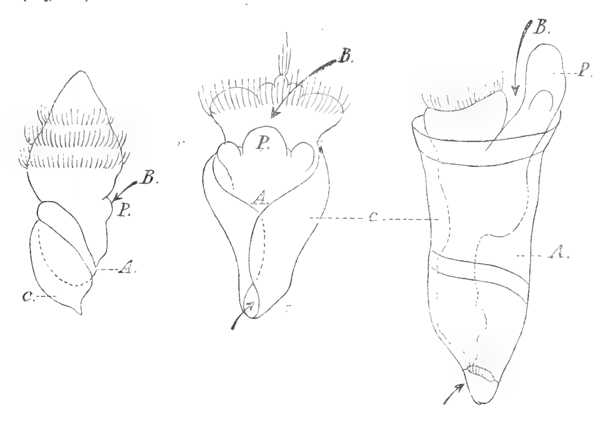


Fig. 28.

Trois stades larvaires du Dentale, imités de M. de Lacaze-Duthiers.

La première larve à gauche vue de profil.
La deuxième est vue par la face ventrale.
La troisième, beaucoup plus âgée, est vue de profil.

A, anus; *B*, bouche; *C*, coquille; *P*, pied.

Cette apparence tient surtout à la présence de trois cercles ciliés, qui représentent le voile et font tout le tour de la partie supérieure de l'embryon.

Ce caractère ne me paraît pas avoir une importance primordiale, si l'on tient compte que le voile n'est pas toujours formé d'une rangée annulaire unique de cellules et que, chez la larve de la Patelle, par exemple, il existe normalement deux cercles ciliés. A ces différences près, la larve paraît identique aux formes symétriques que nous avons trouvées chez tous les autres Gastéropodes,

et la comparaison avec les jeunes larves déjà étudiées peut se faire sans difficulté à ce stade, puisque le milieu du voile, la bouche, le pied et l'anus, se trouvent, comme d'habitude, dans le plan médian du corps (fig. 28).

Quelle va être la caractéristique ultérieure de ce développement, qui donne un adulte de forme si remarquable ?

C'est, d'une part, le faible développement du pied et, d'autre part, la forme particulière que va prendre le manteau et, par conséquent, la coquille.

Le manteau va former d'abord une enveloppe largement ouverte sur la face ventrale (fig. 28) ; nous avons ici la même disposition fondamentale que chez les Acéphales ; *quoique la coquille prenne une importance considérable, elle ne va nullement gêner l'évolution du pied ni de l'anus, grâce à cette large fente qui subsiste sur la face ventrale et rappelle l'écartement des deux valves de l'Acéphale.*

Plus tard, il est vrai, cette fente va se souder, transformant la coquille en un tube ; mais, à ce moment, le pied, déjà en grande partie développé, n'a plus aucune tendance à s'étaler comme chez les Gastéropodes normaux, car il est déjà transformé en un organe fouisseur (fig. 28).

Le Dentale nous paraît donc représenter une forme typique de Gastéropode symétrique et son organisation spéciale paraît tenir, d'une part, à la forme de la coquille qui permet le développement du pied sans torsion larvaire et, d'autre part, à la transformation du pied en organe fouisseur.

XXII

LE CHITON.

La première larve du Chiton ressemble, d'une façon frappante, à une larve d'*Acmœa* ou même d'*Haliotïs*.

Même couronne de cils (fig. 3) indiquant la position future du

voile, même houppe terminant la larve et lui donnant son aspect caractéristique.

Si nous poursuivons la comparaison sur des larves plus avancées, la ressemblance reste toujours frappante.

Comme chez l'*Acmœa,* comme chez l'*Haliotis*, le pied se forme entre la bouche et l'anus, et nous avons à ce stade une homologie complète entre la situation relative des principaux organes.

A partir de ce moment, une modification profonde apparaît; la coquille, qui a commencé à se former et qui présente déjà ces singulières divisions qu'on constate chez l'adulte, au lieu de grandir du côté du pied, n'empiète pas sur la face ventrale, et, contrairement à ce qui se produit chez l'*Acmœa* et chez l'*Haliotis*, elle laisse le champ libre au pied, qui peut s'allonger librement au-dessous de la bouche.

Dès lors, l'antagonisme du pied et de la coquille ne se produisant pas, il n'existe plus de raisons pour que la torsion primitive subsiste, et le Chiton va rester un animal symétrique.

Le Chiton reste un Gastéropode symétrique, parce que sa coquille larvaire ne gêne pas l'évolution du pied.

Il est bon de remarquer que si l'on compare le Chiton au Gastéropode, la coquille dorsale du Chiton représente seulement la portion ventrale de la coquille primitive du Gastéropode chiastoneure.

Si l'on admet cette manière de voir et cette absence de torsion chez les larves de Chiton, on comprend sans peine pourquoi le système nerveux de cet animal reste symétrique, et l'on est amené à regarder, avec Thiele, mais pour une toute autre raison, les deux cordons nerveux qui font le tour du corps comme des ganglions palléaux fortement allongés.

Le Chiton me paraît donc être un Gastéropode qui ne subit ni flexion ano-pédieuse ni déviation larvaire, un Gastéropode plus Orthoneure que les Orthoneures proprement dits.

On s'explique alors facilement que le Chiton reste Gastéropode

par la forme du pied, par la présence de la radula, etc., puisque c'est un Gastéropode, et que, cependant, ses principaux organes rappellent la disposition symétrique de ceux des Acéphales, parce qu'il se rapproche, plus que tout autre Gastéropode, du type symétrique, leur point de départ commun, malgré son pied adapté pour la reptation.

A ce singulier Gastéropode, il manque cependant quelque chose qui ne manque à aucun autre : c'est la commissure viscérale.

Partant de cette idée théorique que le Chiton est, au point de vue du système nerveux, le prototype des Orthoneures, j'ai longtemps disséqué de gros échantillons que j'avais rapportés de la mer Rouge, dans le but de trouver la commissure viscérale.

Maintes fois, j'ai cru réussir et mettre en évidence, par la simple dissection, un ganglion situé à la base ventrale du rectum, dans le voisinage immédiat de l'anus, et relié à la naissance des deux ganglions palléaux (cordons palléaux) par l'intermédiaire de deux longues commissures, sur le trajet desquelles je croyais distinguer deux ganglions situés sur la face dorsale, de chaque côté de la glande génitale.

J'ai dû conclure que je m'étais trompé, lorsque j'ai soumis de nouvelles préparations à la méthode des coupes. Il m'a été, en effet, impossible de retrouver trace de ce prétendu système nerveux, pas plus, du reste, que de celui décrit par Bela Haller (deux ganglions situés sur l'estomac).

Ce résultat négatif m'inspire pourtant quelque défiance, et je me demande si un anatomiste plus adroit n'arrivera pas un jour à trouver ces centres nerveux que j'ai vainement cherchés.

En attendant cette trouvaille aléatoire, il y a place pour une autre hypothèse :

Le Chiton est visiblement un type archaïque, il est possible que son évolution ne soit pas poussée aussi loin que celle des autres Gastéropodes.

Or, j'ai cru constater que, chez les formes d'allures primitives, chez les Chiastoneures, tels que l'*Haliotis*, les ganglions corres-

pondant aux ganglions sus- et sous-intestinal et au ganglion viscéral ne se développent que tardivement.

Là réside peut-être la véritable explication, la commissure viscérale ne se développe peut-être qu'incomplètement chez le Chiton. Il est possible qu'elle se réduise aux deux filets nerveux qu'on voit partir des cordons palléaux, avant que ceux-ci ne s'isolent de la cavité centrale du corps, le long des muscles qui réunissent la sole pédieuse à la coquille fragmentée.

L'existence de ces deux filets nerveux me paraît hors de doute, et ils représentent peut-être une commissure viscérale en voie d'atrophie.

XXIII

SUR LA PRÉTENDUE FILIATION DES ORTHONEURES.

J'aborde dans ce chapitre l'un des objets les plus importants, selon moi, de ce mémoire, celui qui prête probablement le plus à la discussion, car il se heurte aux idées actuellement, à peu près généralement admises.

Après que les idées d'Ihering sur la double origine des Mollusques eurent été abandonnées, la plupart des auteurs modernes ont voulu établir la filiation entre les Gastéropodes, en faisant dériver les Orthoneures des Chiastoneures.

Bouvier, Pelseneer, Plate, entre autres, se basant, par exemple, sur l'anatomie d'*Acteon* et de *Chilina*, ont cru pouvoir affirmer que les Orthoneures provenaient, par détorsion, de formes chiastoneures.

Quelle est l'idée théorique qui a amené ces auteurs compétents à cette conclusion commune ?

Elle est facile à isoler de leurs travaux. *Cette idée théorique est la supériorité d'organisation des Orthoneures par rapport aux Chiastoneures.*

Sur quoi est basée cette supériorité ?

Elle est basée sur ce fait que, chez les premiers, le système nerveux est formé par des centres arrondis nettement localisés, tandis que, chez les autres, les centres nerveux (au moins dans les formes archaïques) sont étirés en longs rubans.

Or, le fait d'avoir des centres nerveux allongés, aplatis, mal délimités, est visiblement le propre des formes inférieures. A mesure que l'on descend la série des êtres, le système nerveux est de moins en moins spécialisé, les centres s'émiettent en quelque sorte et s'éparpillent sous forme de cellules largement espacées. En particulier, ce caractère de ganglions allongés, étirés en forme de cordons plats, se retrouve dans les formes inférieures de Vers, d'où l'on est tenté de faire dériver les Gastéropodes.

Il semble donc que ce caractère suffit pour établir l'infériorité relative des formes chiastoneures sur les formes orthoneures, et qu'indiquer les faits signalés plus haut tranche la question. On a presque l'air de vouloir soutenir un paradoxe en prétendant le contraire.

Il y a cependant des vérités, qui, en histoire naturelle, cessent d'être des vérités si on les généralise imprudemment.

Il est vrai que, dans les formes inférieures, les centres nerveux sont diffus; il est vrai que, dans les Vers inférieurs, les ganglions nerveux sont étirés en forme de rubans. Cependant, je ne crois pas que l'on doive en conclure que toutes les formes orthoneures montrent une organisation supérieure à toutes les formes chiastoneures à cordons nerveux étirés en forme de chaîne en se basant sur ce seul caractère que leurs ganglions nerveux ont une forme globulaire.

Voici pourquoi.

Il faut remarquer, tout d'abord, que les formes chiastoneures à ganglions nerveux allongés pondent isolément leurs œufs, ou que, si les œufs sont engagés dans une glaire, très rapidement les embryons se dégagent et nagent librement dans l'eau. De plus, ces larves ont un voile relativement très réduit. Toutes les formes à

ganglions condensés (chiastoneures et orthoneures) présentent de véritables pontes où les embryons évoluent longtemps à l'abri d'une coque protectrice.

Les embryons, dans le premier cas, possèdent une réserve nutritive peu abondante, tandis que, dans le deuxième cas, ils possèdent d'abondantes réserves.

Les conséquences de ces faits sont faciles à déduire et sont confirmées par l'étude du développement :

Les embryons à réserves nutritives abondantes évoluent tranquillement à l'abri de leur coque, les organes de la vie de relation se développent lentement et les ganglions nerveux sont déjà formés, isolés et différenciés, lorsque les organes de la vie de relation acquièrent les dimensions nécessaires à leur existence, après l'éclosion. Les embryons à réserves nutritives peu abondantes, presque immédiatement plongés dans l'eau après leur naissance, sans abri protecteur, obligés de pourvoir à leur existence, développent rapidement leurs organes de relation, et le pied, pour ne parler que de lui dans ce chapitre, s'étend et s'accroît avant que les centres nerveux aient pris leur autonomie et ne se soient séparés de la couche ectodermique qui leur a donné naissance.

Le caractère d'infériorité de leurs centres nerveux en forme de cordons allongés est donc plus apparent que réel, et tient à un phénomène secondaire du développement, au plus ou moins de réserves nutritives contenues dans l'œuf.

En tenant compte de ces données nouvelles, de cette explication de l'allongement des ganglions nerveux, on est donc en droit de se demander en quoi une forme telle que l'Oncidie est supérieure à une forme telle que l'Haliotide.

L'observation des conditions d'existence de ces deux animaux, l'étude histologique et en particulier celle du développement des organes des sens, fera pencher la balance en faveur de l'*Haliotis*, et pourtant j'ai choisi à dessein une forme archaïque parmi les Chiastoneures.

En résumé :

Le caractère d'allongement des centres nerveux sous forme de cordons, ou leur condensation apparente sous forme de ganglions globuleux n'est qu'une manifestation secondaire du développement et ne peut servir sûrement à apprécier la supériorité relative des différents types de Gastéropodes.

Cela ne veut pas dire, bien entendu, que nous mettons sur le même pied toutes les formes chiastoneures et orthoneures. Pour reprendre l'exemple précédent, nous ne songeons nullement à prétendre que le système nerveux d'une Haliotide est aussi différencié que celui d'un Escargot, par exemple.

Il y a un autre caractère moins trompeur que le premier et qui ne correspond plus à une simple apparence, c'est celui que nous fournit l'étude histologique des centres nerveux.

Quand, dans l'intérieur des ganglions nerveux, on trouve plusieurs parties distinctes, des îlots de cellules, différentes par leurs tailles et par leurs prolongements, on peut en conclure en toute assurance qu'on se trouve en face de formes plus élevées en organisation que celles où les cellules nerveuses de mêmes dimensions sont uniformément réparties. Cette différenciation des centres nerveux existe aussi bien dans les formes élevées des Chiastoneures que dans les formes élevées des Orthoneures.

Il n'est donc nullement nécessaire d'admettre que les Orthoneures dérivent de formes chiastoneures par détorsion, et si, au point de vue théorique, le fait est suspect, il l'est encore bien plus au point de vue embryogénique.

Comme j'ai déjà eu occasion de le dire dans le cours de ce travail, pour admettre que les Orthoneures sont des Chiastoneures détordus, il faudrait qu'à l'état larvaire l'Orthoneure subît une torsion larvaire égale à celle des Chiastoneures, et nous pensons avoir démontré qu'il n'en est pas ainsi du moins dans tous les types étudiés.

Si la forme *Chilina* possède une commissure viscérale comme celle

qu'a décrite Plate, il faut en chercher la raison dans une étude sérieuse du développement ; mais je ne vois aucune raison pour en conclure que les Orthoneures dont nous connaissons le développement sont détordus, puisqu'ils n'ont pas subi la torsion larvaire qui les aurait rendus Chiastoneures et n'ont subi que la déviation larvaire.

En résumé, contrairement aux idées d'Ihering sur les deux *Phyllum* distincts, contrairement aux idées actuelles sur la détorsion des Orthoneures, *je pense qu'on doit considérer les Chiastoneures et les Orthoneures comme dérivés de la forme symétrique commune aux Mollusques, les premiers, à la suite de la torsion larvaire, les seconds, à la suite de la déviation larvaire.*

XXIV

LA FORME DES GANGLIONS PÉDIEUX EST EN RAPPORT AVEC LA RAPIDITÉ DE CROISSANCE DU PIED CHEZ L'EMBRYON DES GASTÉROPODES.

Nous avons vu, dans les chapitres précédents, que les Gastéropodes chiastoneures subissent la torsion larvaire et que c'est à cette torsion qu'est due la forme en huit de la commissure viscérale. Il y a là non pas seulement une coïncidence, un phénomène de corrélation, mais, selon moi, une relation de cause à effet.

Cependant, cette torsion larvaire ne s'effectue que lorsque l'antagonisme de croissance du pied et de la coquille est devenu suffisant pour rendre la torsion nécessaire.

Cet antagonisme peut se produire plus ou moins tard selon le développement relatif qu'on constate dans le pied et la coquille.

J'ai été amené à me demander si cette variation dans la croissance à un stade plus ou moins jeune ne pouvait pas nous fournir l'explication de la forme bizarre que prennent parfois certains centres nerveux dans les formes archaïques du groupe.

A quoi tient la forme allongée, en cordons ou en échelles, qu'on observe dans quelques cas pour les ganglions pédieux ou palléaux?

Je considérerai d'abord les ganglions pédieux.

Une remarque préliminaire, basée sur les faits constatés, me paraît nécessaire :

Chez tous les Gastéropodes où l'on observe des ganglions pédieux en forme de cordons, le développement embryonnaire du pied se fait de très bonne heure; cet organe prend, pendant la vie larvaire, de grandes dimensions et s'adapte rapidement à la fonction de reptation.

Au stade où se produit cette croissance considérable du pied, les ganglions pédieux, dépendance de la couche ectodermique pédieuse, n'ont pas eu le temps de se différencier et de constituer, au milieu des tissus, un ganglion isolé de la couche ectodermique. Il n'est donc nullement surprenant que les cellules en question prennent part à l'accroissement du pied et s'allongent avec lui par suite de cette croissance rapide.

Tous ceux qui ont pratiqué des coupes dans les jeunes embryons de Mollusques s'expliqueront facilement ce phénomène.

L'allongement des ganglions pédieux en forme de cordon ou d'échelle me paraît donc être la conséquence de l'allongement précoce du pied.

On sait que parfois cet allongement en forme de cordon ou d'échelle ne porte pas seulement sur les centres pédieux, mais intéresse également les ganglions palléaux [1].

Comment expliquer cette particularité en apparence inexplicable ?

Nous nous baserons seulement sur les faits.

Chez les Mollusques à cordons nerveux palléo-pédieux (*Haliotide*, Fissurelle, etc.), *la formation des ganglions palléaux aux dépens de l'ectoderme ne se produit pas au même point du corps que chez les Mollusques à cordons nerveux d'origine exclusivement pédieuse.*

Dans le premier cas (*Haliotide,* etc.), les ganglions palléaux se forment dans le voisinage immédiat des ganglions pédieux.

[1] Quoique l'interprétation de ce fait ait donné lieu à de nombreuses controverses, je crois, cependant, qu'il est maintenant hors de doute que les centres palléaux s'allongent parfois et se soudent avec les ganglions pédieux (voir l'historique de la question et le mémoire de Fischer et Bouvier sur le *Pleurotomaire*).

Dans le deuxième cas, au contraire (Acmée, Patelle, Paludine), les ganglions palléaux se forment sur les côtés du cou dans une région éloignée des ganglions pédieux.

On comprend dès lors que si, dans le premier cas, les ganglions

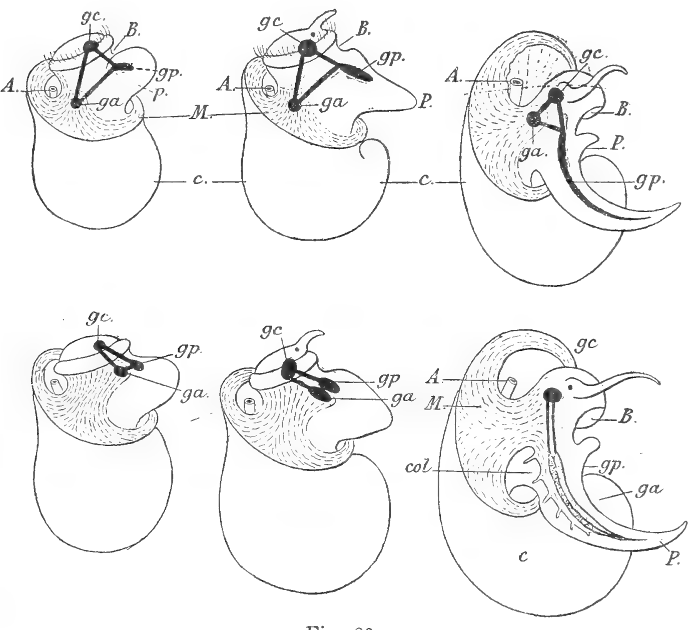


Fig. 29.

Schéma destiné à montrer comment s'allongent les ganglions pédieux et palléaux dans les Gastéropodes où le pied se développe de bonne heure.

1° En haut, larve vue de profil dans laquelle les ganglions palléaux se forment loin des ganglions pédieux.

2° En bas, larve vue de profil dans laquelle les ganglions palléaux naissent tout près des ganglions pédieux et prennent part à la formation de la chaîne nerveuse ventrale.

A, anus; *B*, bouche; *C*, coquille; *M*, manteau; *P*, pied; *col*, collerette ou épipodium palléal; *gc*, ganglions cérébroïdes; *ga*, ganglions palléaux; *gp*, ganglions pédieux.

Nota. — Dans la dernière figure, les traits qui indiquent *gp* (ganglions pédieux) et *ga* (ganglions palléaux) n'ont pas été poussés assez loin, jusqu'au contact de ces centres nerveux.

pédieux s'allongent, ils doivent entraîner avec eux les ganglions palléaux, avec lesquels ils sont déjà fusionnés, tandis que, dans le second cas, les ganglions palléaux isolés ne prennent pas part à la formation

de la languette pédieuse. C'est ce que j'ai essayé de traduire clairement dans la figure 29.

Mais les ganglions palléaux ne sont pas seuls entraînés, et les cellules ectodermiques qui leur ont donné naissance suivent le mouvement; ainsi s'explique la constitution de la collerette ou épipodium palléal, dont la nature réelle a été établie, pour la première fois, par M. de Lacaze-Duthiers, chez l'*Haliotis*. C'est une partie du manteau, qui reste sous la dépendance du centre palléal, et qu'il ne faut pas confondre avec l'épipodium de nature pédieuse qu'on trouve chez beaucoup d'autres Mollusques et, en particulier, chez un certain nombre d'Opistobranches.

On s'explique dès lors facilement comment il se fait que la collerette, ainsi constituée à l'état larvaire, puisse avoir chez l'adulte un développement très différent selon les types et comment des formes à collerette très peu développée (Fissurelle, Parmophore) puissent cependant présenter une chaîne nerveuse mixte très allongée.

Ce développement de la masse nerveuse mixte tient, en fait, non pas à son importance fonctionnelle, mais à l'époque plus ou moins jeune à laquelle elle a pris naissance.

En un mot, *l'allongement de la masse pédieuse, simple ou mixte selon que les ganglions pédieux ou palléaux se trouvaient plus ou moins séparés, dépend de l'époque à laquelle le pied de la larve a commencé à s'accroître.*

Il faut remarquer, en outre, que l'allongement des centres nerveux, qui se produit lorsque le pied se développe de bonne heure, est indépendant du phénomène de la torsion primitive. Il n'a qu'une relation indirecte avec lui, qui tient à ce que, lorsque le pied se développe considérablement, il y a chance pour que le conflit se produise entre le pied et la coquille. Cet allongement des centres peut d'ailleurs se produire indépendamment de la torsion primitive, et si nous n'observons pas cet allongement chez les Pulmonés et les

Opistobranches, cela tient à ce que, chez ces animaux, le pied, qui prendra souvent un développement considérable, reste longtemps stationnaire pendant la période larvaire et ne commence à s'allonger que lorsque les ganglions ont pris leur autonomie, se sont séparés nettement de la paroi ectodermique et ont constitué des centres nettement délimités.

Chez le Chiton, prototype des Orthoneures, au contraire, où le pied s'allonge de très bonne heure, nous constatons le même phénomène que chez les Chiastoneures et les ganglions pédieux s'étendent dans toute la sole pédieuse.

Dans ce cas, il se produit même un allongement correspondant des ganglions palléaux, quoique ceux-ci aient pris naissance loin des centres pédieux, parce que le manteau, entraîné par la croissance du pied, se développe également de très bonne heure.

Comme conséquence, il me semble qu'on est en droit d'établir une homologie étroite entre la région où se trouvent les cordons palléaux du Chiton et l'épipodium palléal de l'*Haliotis*, de la Fissurelle, etc. Cette homologie est d'autant plus justifiée que, chez certains animaux, l'*Haliotis* en particulier, les tentacules épipodiaux jouent, à l'état larvaire, le rôle d'organes respiratoires.

XXV

L'ENROULEMENT CHEZ LES GASTÉROPODES.

En étudiant comparativement le développement de l'*Acmœa* et de l'*Haliotis*, nous avons constaté, vers la fin du développement, une divergence que nous avons caractérisée ainsi : *à la coquille larvaire symétrique de l'*Acmœa *peut succéder une coquille adulte symétrique ; à la coquille larvaire symétrique chez* Haliotis *peut succéder, par voie directe, une coquille asymétrique et dextre.*

Analysons d'abord les faits :

Quand nous disons que la coquille devient asymétrique, nous ne

notons qu'une partie du phénomène; en réalité, ce n'est pas seulement la coquille, mais le manteau tout entier ainsi que les organes qui sont sous sa dépendance directe, ainsi que nous l'indiquent les différents stades de croissance (fig. 30).

A partir du moment où le petit être commence à ramper, il peut se produire, dans l'un ou l'autre cas, un phénomène différent. Dans le cas de l'*Acmœa*, la coquille continue à se développer symétriquement ; dans le cas de l'*Haliotis*, l'enroulement est asymétrique.

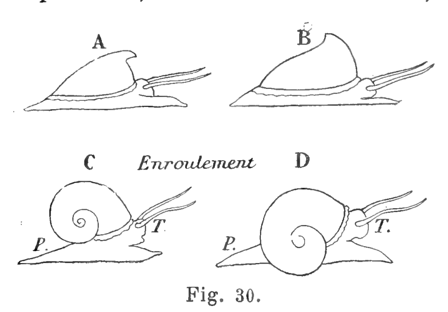


Fig. 30.

Gastéropodes vus de profil.

A, coquille symétrique peu enroulée avec crochet en avant (*Acmœa*).
B, coquille symétrique peu enroulée avec crochet en arrière (*Emarginula*).
C, coquille symétrique fortement enroulée (*Homalogyra*).
D, coquille asymétrique fortement enroulée (*Helix*).
Nota. — Dans les trois premiers types, l'axe de la coquille coïncide avec l'axe du corps; dans le dernier, l'axe de la coquille est oblique par rapport à l'axe du corps.

Quoique, dans le cas de l'*Acmœa*, il n'y ait pas un véritable enroulement, mais plutôt un aplatissement de la coquille, nous pouvons dire qu'il y a dans le développement de ces deux animaux :

Chez l'*Acmœa*, enroulement symétrique ;

Chez l'*Haliotis*, enroulement asymétrique.

Ces deux animaux ont subi tous deux la torsion larvaire et, chez l'*Haliotis*, une coquille à enroulement asymétrique succédant à la coquille larvaire symétrique, tandis que le contraire a lieu chez *Acmœa*, nous pouvons dire qu'il y a indépendance complète entre les deux phénomènes et que l'enroulement de la coquille n'est pas sous la dépendance de la torsion larvaire primitive. *A la suite de la torsion primitive chez les Chiastoneures, la coquille peut continuer à s'enrouler symétriquement ou asymétriquement, selon les cas.*

D'ailleurs, nous observons le même fait chez les animaux qui ne subissent pas la torsion larvaire primitive et, chez les Orthoneures,

après la déviation larvaire, nous voyons se constituer tantôt une coquille symétrique, tantôt une coquille asymétrique.

Quelle est la cause de l'enroulement symétrique ou asymétrique de la coquille?

Va-t-il falloir revenir ici à la cause mécanique invoquée par Lang? Pas plus que précédemment, le poids de la coquille et son défaut d'équilibre ne peuvent nous rendre compte des faits, car les animaux que nous avons à considérer peuvent ramper dans toutes positions possibles et la cause mécanique invoquée agirait, dans bien des cas, en sens contraire de celui dans lequel il devrait agir. *C'est encore dans l'action réciproque du pied et de la coquille que nous allons trouver l'explication de ce fait en apparence inexplicable.*

Examinons d'abord les faits :

Lorsque l'*Acmæa* perd la faculté de nager par suite de la résorption de son voile et se fixe contre les parois des objets, son pied, qui lui sert maintenant d'organe locomoteur, s'oriente (fig. 9) dans l'axe du corps et par conséquent de la coquille.

Lorsque l'*Haliotis*, au contraire, est arrivé au même état et se fixe à son tour, son pied s'oriente obliquement par rapport à la coquille (fig. 12, 13 et 14).

Chez tous les animaux à coquille symétrique ou sensiblement symétrique (*Homalogyra*, *Planorbis*), la disposition du pied par rapport à la coquille est la même que chez *Acmæa* (fig. 30).

Chez tous les jeunes Gastéropodes, que j'ai pu observer, à coquille asymétrique, la disposition du pied par rapport à la coquille est la même que chez *Haliotis* (fig. 30).

On peut donc en conclure que l'asymétrie de la coquille se produit toutes les fois que le pied ne reste pas dans l'axe du corps et prend une position oblique par rapport à ce dernier.

Mais pourquoi le pied prend-il cette position particulière dans certains cas seulement?

Cela tient-il à une particularité interne, comme la présence d'un seul muscle asymétrique, par exemple?

Non.

La larve de l'*Haliotis* est munie de deux muscles symétriques au même titre que la larve de l'*Acmœa*, et l'exemple de *Stomatia* nous

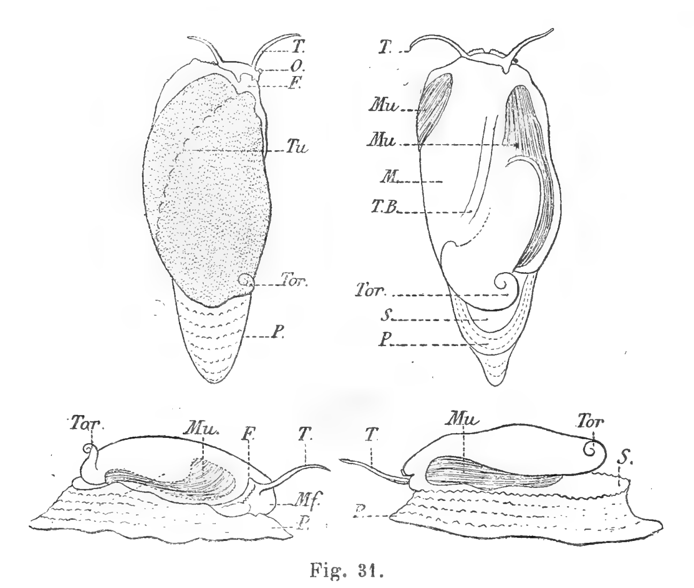


Fig. 31.

Stomatia phymotis.

En haut, vue par la face dorsale, avec et sans coquille.
En bas, vue de profil à droite et à gauche sans la coquille.

F, fente du manteau ; *M*, manteau ; *Mu*, muscles ; *Mf*, tête ou mufle ; *P*, pied ; *S*, partie sous-jacente ou tortillon ; *T*, tentacules ; *TB*, tube digestif ; *Tor*, tortillon ; *Tu*, tubercules de la coquille.

montre que le muscle en fer à cheval peut se conserver sur des types à coquille asymétrique très voisins d'*Haliotis*, ainsi que je l'ai représenté d'après des échantillons que j'avais recueillis dans la mer Rouge (fig. 31). Ce n'est donc pas dans les muscles qu'il faut chercher la cause de l'enroulement asymétrique de la coquille.

Il faut encore considérer ici les relations de la coquille avec le pied, et c'est l'action mécanique du pied qui doit amener l'enroulement.

Si le pied, au moment où l'animal perd son voile, ne peut s'étaler et ramper qu'à la suite d'un déplacement latéral de la coquille, la coquille, originairement symétrique, va devenir asymétrique.

Si le pied peut s'étaler et ramper sans qu'il lui soit nécessaire de déplacer la coquille, la coquille va rester symétrique.

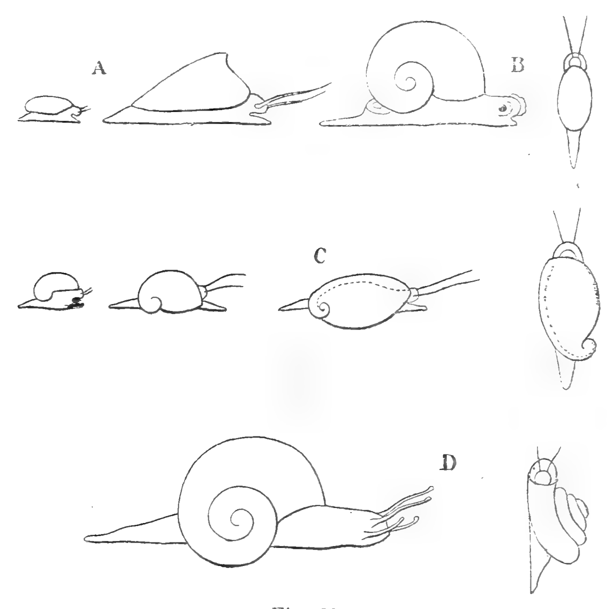


Fig. 32.

Représentation théorique de l'enroulement chez les Gastéropodes, destinée à montrer l'action du pied dans la symétrie ou l'asymétrie de la coquille.

Sur la première ligne, à gauche, larve d'*Acmæa* et adulte ; à droite, *Homalogyra*, vu de profil et vu de dos.

Sur la deuxième ligne, larves et adultes d'*Haliotis*, le pied se place obliquement par rapport à la coquille et l'axe de cette dernière ne coïncide plus avec l'axe du pied.

Sur la troisième ligne, représentation théorique d'un *Helix* vu de profil et de dos.

Le dessin ci-contre fera mieux comprendre ma pensée que de longues explications (fig. 32).

Cet enroulement de la coquille représente un phénomène tout à fait indépendant de la torsion larvaire, et ne se produit d'ordinaire que tardivement, lorsque l'animal va prendre la forme adulte.

L'*Haliotis* et l'*Acmæa* fournissent un exemple excellent de la différence fondamentale qui existe entre la torsion larvaire et l'enroulement que j'ai étudiés.

La torsion larvaire altère profondément la symétrie des organes internes et, en particulier, du système nerveux, tout en pouvant conserver la symétrie extérieure de l'animal (*Acmæa*). L'enroulement n'a pas d'influence sur les organes internes, tels que la première partie du tube digestif, œsophage, système nerveux, mais, en revanche, modifie profondément la forme symétrique extérieure du corps (*Haliotis*).

Chez l'*Haliotis*, l'enroulement, tout en étant palpable, reste cependant assez limité ; mais chez le Troque, un type pourtant très voisin, il atteint des proportions extrêmes.

Si l'on admet cette distinction basée sur les faits entre la torsion larvaire et ce que l'on pourrait appeler la *déformation secondaire* (intimement liée, cette dernière, avec l'enroulement de la coquille), une foule de faits s'éclairent et peuvent s'interpréter.

Prenons immédiatement un exemple.

Dans leur important mémoire sur l'asymétrie des Mollusques univalves, MM. Fischer et Bouvier ont insisté particulièrement sur ce fait, que l'asymétrie de l'animal n'était pas nécessairement causée par l'enroulement de la coquille, puisqu'il existe des Mollusques gastéropodes dont l'asymétrie interne n'est pas du même sens que l'asymétrie externe.

« En résumé, disent les auteurs dans leurs conclusions, dans la plupart des cas observés jusqu'ici, les coquilles réellement dextres correspondent à des animaux dextres et les coquilles sénestres à des animaux sénestres. Mais, chez les animaux dextres comme chez les animaux sénestres, on peut trouver, soit une coquille absolument symétrique dès le début de la vie embryonnaire, soit une coquille dont l'asymétrie est inverse à celle de l'animal (animaux ultra-dextres et ultra-sénestres). »

Frappés de cette constatation, les auteurs en tirent même cette première conclusion, dont nous pouvons maintenant apprécier toute la justesse, que l'asymétrie de la coquille n'exerce aucune influence sur l'asymétrie interne de l'animal ; et cette seconde conclusion moins juste, ainsi qu'en témoigne l'exemple de l'*Acmœa* que l'asymétrie de l'animal exerce, le plus souvent, une influence sensible sur l'asymétrie de la coquille.

Les deux auteurs ajoutent : « Ces faits démontrent que l'enroulement de la coquille n'est pas soumis constamment aux mêmes lois et que la cause déterminante n'est pas due à la torsion initiale de l'embryon, puisque celui-ci peut être enroulé en sens contraire de l'adulte. »

Cela s'explique maintenant tout seul, puisque la torsion larvaire et l'enroulement sont des phénomènes distincts, les faits constatés se rapportent à deux ordres de phénomènes distincts, insuffisamment distingués jusqu'ici.

La production des coquilles homœostrophes s'explique de même par les faits que nous avons exposés dans l'étude du développement de l'*Haliotis*.

Lorsque l'animal commence à ramper, par suite de la hauteur de la coquille qui gêne l'extension du pied, ce dernier se place obliquement à droite par rapport à sa coquille, comme l'indique la figure 32 :

Ceci, c'est le fait.

Supposons maintenant qu'à ce point critique du développement, le pied prenne la position inverse de celle que nous avons représentée (fig. 32); la coquille adulte va se développer du côté opposé et la coquille embryonnaire donnera au Mollusque l'apparence hétérostrophe.

La supposition que je viens de faire est très vraisemblable, je ne puis cependant l'appuyer sur une observation définitive ; l'étude ultérieure d'un développement d'hétérostrophe pourra seule trancher la question.

Si la cause de l'enroulement est bien celle que j'ai essayé de dégager, il n'existe chez les Gastéropodes que deux sortes de coquilles, les coquilles à enroulement symétrique et les coquilles à enroulement asymétrique (fig. 32).

Les coquilles en forme de bonnet, comme celles de l'*Acmœa* ou de l'Émarginule, sont des coquilles enroulées symétriques, à enroulement très peu prononcé, la spire formant un arc de cercle à très grand rayon.

On comprend que l'action du pied relativement à la coquille puisse se modifier facilement sous l'influence de causes secondaires multiples, de là les formes nombreuses et quelquefois anormales que l'on constate.

XXIV

IL NE PARAIT PAS Y AVOIR DE TERME DE PASSAGE ENTRE LES CHIASTONEURES ET LES ORTHONEURES.

Il existe, en apparence, des transitions très remarquables entre le système nerveux enroulé des Chiastoneures et le système nerveux étalé des Orthoneures.

M. Bouvier, dans le travail que nous avons déjà signalé sur le système nerveux des Gastéropodes, avait même constitué le groupe des *Orthoneuroïdes,* pour indiquer que les animaux qui en faisaient partie, tout en conservant l'organisation des Chiastoneures, prenaient, au point de vue du système nerveux, la disposition générale des Orthoneures.

J'ai montré, dans un mémoire sur la *Nerita*, que les soi-disant Orthoneuroïdes possédaient, en réalité, un système nerveux enroulé et que, par conséquent, il n'y avait aucune raison pour constituer un groupe spécial à l'aide de ces animaux.

Si, dans ces animaux, le système nerveux reste chiastoneure, il est certain cependant que nous assistons à l'atrophie progressive d'une des branches de la chiastoneurie et que le système nerveux

prend, ainsi, une physionomie aberrante ; si cette atrophie de l'une des branches de la chiastoneurie devenait complète, le système nerveux deviendrait-il orthoneure ?

Nullement. Ce soi-disant terme de passage nous conduit à une impasse, car il ne se constituerait ainsi qu'à une fausse orthoneurie.

Si le système nerveux prend, en effet, une disposition régulière analogue à celle que l'on observe dans les Orthoneures, la position des ganglions et, en particulier, du cinquième viscéral, reste tout à

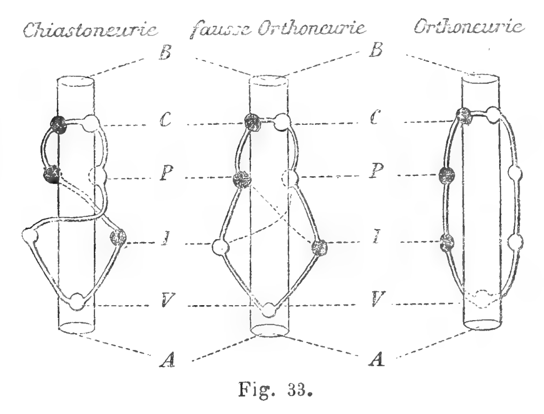


Fig. 33.

Schéma destiné à montrer que l'atrophie des branches de la commissure viscérale ne peut suffire à transformer un système nerveux chiastoneure en un système nerveux d'Orthoneure.

A, anus ; B, bouche ; C, ganglions cérébroïdes ; P, ganglions palléaux ; I, ganglions intestinaux ; V, ganglion viscéral.

fait différente par rapport au tube digestif, ainsi que j'ai essayé de le montrer dans le schéma (fig. 33).

La symétrie du système nerveux peut se rétablir par la réunion secondaire des ganglions palléaux P et intestinaux I; la position du ganglion viscéral, par rapport à l'anus, n'en reste pas moins absolument différente dans les deux cas.

L'étude du développement des Opistobranches présentée dans les chapitres précédents m'a amené à rejeter également la formation du type Orthoneure par un déroulement du type Chiastoneure et je ne puis que renvoyer à la discussion présentée plus haut.

L'absence de passage s'explique d'ailleurs sans qu'il soit nécessaire d'admettre, comme Ihering, deux origines distinctes pour les Chiastoneures et les Orthoneures.

Les Chiastoneures sont des Gastéropodes qui ont subi une torsion larvaire primitive ; les Orthoneures sont des Gastéropodes qui n'ont pas subi de torsion larvaire primitive.

Quelle que soit la régularisation ultérieure, le type chiastoneure et le type orthoneure restent séparés par cette différence fondamentale.

S'il en est ainsi, on ne doit pas s'étonner que, ainsi que le font remarquer MM. Fischer et Bouvier, l'opercule spiral des coquilles enroulées dextres (*Cyclostoma*, *Natica*, *Trochus*, *Nerita*) montre, à sa face extérieure, les tours de spire enroulés en sens contraire de ceux de la coquille; qu'en un mot, l'opercule des coquilles dextres soit sénestre.

Cette disposition évidente sur les opercules de forme ordinaire, c'est-à-dire aplaties, devient encore plus frappante si l'on examine des opercules déroulés et hélicoïdaux comme ceux des *Torinia*[1], qui ont tout à fait l'apparence d'une coquille sénestre scalariforme. Lorsque la coquille est sénestre comme celle des *Triforis*, *Lœocochlis*, la face extérieure de l'opercule est dextre.

Le fait s'explique, puisque nous avons affaire à des formes chiastoneures qui ont subi la torsion larvaire. La torsion de l'opercule est, originairement, de même sens que celui de la coquille, si l'on considère la larve tout d'abord symétrique, elle ne paraît de sens contraire que par suite de la torsion larvaire, qui a modifié la position relative de la coquille, et du pied qui donne naissance à l'opercule.

Théoriquement, chez les Opistobranches, l'enroulement de l'opercule devrait avoir lieu dans le même sens que celui de la coquille, puisque les Opistobranches ne subissent que la déviation larvaire qui ne change pas la position relative de la coquille et du pied. Malheu-

[1] P. FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, fig. 484 et 485.

reusement la chose est impossible à constater pour le plus grand nombre des Opistobranches, et je n'ai pas d'observations à signaler à ce sujet, sauf à propos des Ptéropodes, où M. Pelseneer[1] fait remarquer que, dans les genres *Limacina* et *Spirialis,* le nucléus operculaire est dirigé vers la spire et rapproché de la saillie dans l'ouverture de l'avant-dernier tour de la coquille.

« Si l'on tient compte de cette observation qui paraît corroborée par l'examen d'une figure de Souleyet[2], remarquent MM. Bouvier et Fischer, montrant l'opercule en place sur un animal de *Spirialis*, les divers dessins d'opercules isolés de *Spirialis* et de *Limacina* donnés par Souleyet et par O. Sars, représenteraient la face interne de l'opercule au lieu de la face externe. » *Pelseneer conclut de ses observations que la spire de ces coquilles de Ptéropodes correspond à l'ombilic de la plupart des Gastéropodes.*

XXV

LES CAUSES SECONDAIRES DE L'ASYMÉTRIE DES GASTÉROPODES.

Dans le cours de ce travail, je crois avoir montré que, chaque fois qu'il se produit un antagonisme de croissance entre la coquille et le pied, il se produit du même coup l'asymétrie de l'animal. Dans le cas contraire, le Mollusque reste symétrique.

Il semble donc que la cause principale de l'asymétrie du Gastéropode réside réellement dans l'antagonisme de croissance de la coquille et du pied.

Cependant, je n'ai pu fournir que des raisons indirectes. Pour donner une démonstration éclatante, il aurait fallu supprimer sur une larve asymétrique, soit le pied, soit la coquille, et constituer ainsi un Mollusque symétrique. Ceux qui ont étudié le développement des Mollusques comprendront pourquoi je ne l'ai pas tenté, ne me sentant pas assez habile pour réaliser cette expérience.

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, p. 1016, 1891.
[2] SOULEYET, *Voyage de la* Bonite, *Zoologie*, pl. XIII, fig. 36.

Le fait de la torsion et de la déviation larvaire des Chiastoneures et des Orthoneures paraît pourtant indéniable ; mais il semble que l'action antagoniste du pied devrait s'exercer de bas en haut et que le conflit qui se produit chez les Chiastoneures entre le pied et la coquille devrait tendre à refouler la coquille exactement symétrique en bas et non vers le côté du corps.

Cependant, si l'on tient compte de l'extrême mobilité et contractilité du pied à cette époque du développement, on peut expliquer la torsion par un glissement latéral.

Pourquoi l'animal ne présente-t-il pas une torsion larvaire primitive indifféremment à gauche et à droite ?

Si aucune cause secondaire n'intervenait, il devrait y avoir un nombre à peu près égal de formes dextres et de formes sénestres. Or, c'est là l'exception, et dans une même espèce on peut dire que l'immense majorité est dextre ou sénestre.

Je ne puis résoudre cette difficulté par des faits précis et de nouvelles recherches sont nécessaires pour élucider ce point important.

Il est cependant intéressant de constater déjà que, dans les formes normalement dextres ou sénestres, il peut se produire des exceptions et que la torsion primitive peut être de sens contraire à la torsion normale dans un même type.

Ceci me paraît hors de doute, après les observations de Ihering sur un *Buccinum* sénestre et, surtout, après les détails fournis sur l'organisation interne de deux grands Prosobranches sénestres par Fischer et Bouvier[1], le *Chrysodomus contraria* et le *Fulgur perversum*.

Sans aller aussi loin que Carus et sans admettre que les mouvements effectués dans l'œuf par les embryons aient une influence définitive sur la forme de la coquille et que les tours de l'embryon sont les traces du mouvement de rotation qui se sont solidifiées, il est certain, cependant, que, pendant les premières phases de leur exis-

[1] Fischer et Bouvier, *loc. cit.*, p. 150.

tence, les Prosobranches en particulier sont animés de très bonne heure d'un mouvement de rotation rapide et que le sens de cette rotation paraît être toujours le même, dans une même espèce.

Les espèces sénestres ont-elles un mouvement de rotation inverse des espèces dextres ?

Le fait, s'il était constaté, aurait une réelle importance. Mais il ne l'est pas. Nous ne pouvons donc que poser un point d'interrogation et dire que si, dans l'avenir, on constate que, normalement, dans les espèces dextres, le mouvement se fait dans un sens et en sens contraire dans les espèces sénestres, la torsion larvaire causée par l'extension du pied a son sens déterminé par le mouvement de la couronne ciliaire de l'embryon. Ce mouvement de la couronne ciliaire constituerait la cause secondaire expliquant la prédominance des formes dextres sur les formes sénestres ou réciproquement.

A côté de la cause secondaire que nous venons d'invoquer, le sens de l'enroulement de la coquille peut trouver peut-être aussi son explication dans le commencement de développement d'organes intérieurs, tels que le foie, en utilisant les faits observés par Plate, et surtout les recherches de Conklin sur le commencement d'asymétrie observé dans les cellules de la larve de *Crepidula*.

Mais si ces causes peuvent contribuer à la torsion primitive et à l'enroulement de la coquille, si elles peuvent en déterminer le sens, elles ne sauraient constituer la cause principale.

XXVI

CONCLUSIONS.

1° L'asymétrie des Gastéropodes est le résultat de la croissance en sens contraire de la coquille (bord du manteau et coquille) et du pied.

2° Pour expliquer l'asymétrie que l'on constate chez les Mollusques gastéropodes, on peut prendre comme point de départ la

larve à symétrie bilatérale que l'on trouve chez tous les Mollusques après la formation de la gastrula.

Quoique cette larve ne soit pas identique chez tous les Mollusques, elle présente un certain nombre de parties homologues disposées dans la même position relative.

Ces parties principales sont :

La calotte céphalique, la bouche, le pied, l'anus, la coquille, organes symétriques par rapport au plan dorso-ventral passant par la bouche et l'anus.

3° Après la formation de cette larve symétrique, tous les Gastéropodes (sauf le Chiton) subissent une première flexion dans le plan de symétrie, qui rapproche l'anus du pied (flexion ano-pédieuse).

Cette flexion ano-pédieuse peut avoir des proportions très différentes selon les types considérés et devient virtuelle lorsque les cellules anales se forment dans le voisinage immédiat du pied.

4° Après la formation de la courbure ano-pédieuse, nous assistons à deux phénomènes différents, selon les Gastéropodes :

La *torsion larvaire* (Chiastoneures), la *déviation larvaire* (Orthoneures).

A. La *torsion larvaire* se produit chez tous les Gastéropodes à commissure viscérale croisée (Prosobranches ou Streptoneures), lorsque la coquille est suffisamment développée pour empêcher l'étalement du pied.

Elle a pour effet de transporter l'anus et la cavité palléale qui l'entoure sur la face opposée au pied et de faire pivoter la coquille, de manière à ce que la face ventrale de celle-ci devienne la face dorsale et réciproquement (torsion larvaire de 180 degrés).

Tout se passe, en apparence, comme si la torsion se localisait entre la tête et le pied, d'une part, la coquille et son contenu tapissé par le manteau, d'autre part.

Extérieurement, en effet, la partie placée entre la tête plus le pied et la coquille plus son contenu, paraît seule affectée par la torsion; en réalité, les organes internes déjà ébauchés, première partie du tube digestif, système nerveux, sont tordus et déviés.

B. La *déviation larvaire* se produit chez tous les Gastéropodes à commissure viscérale non croisée (Opistobranches, Pulmonés ou Euthyneures), lorsque la coquille est suffisamment rapprochée du pied pour gêner le fonctionnement de l'anus.

Elle a pour effet de déplacer l'anus et la cavité palléale qui l'entoure, soit à droite, soit à gauche, sans que la coquille soit affectée comme précédemment dans sa position.

5° Chez les *Chiastoneures* et chez les *Orthoneures*, la torsion larvaire et la déviation larvaire, quoique très différentes dans leur résultat, sont déterminées par la même cause mécanique : *conflit de croissance entre la coquille et le pied.*

6° Le Gastéropode est chiastoneure lorsqu'il se produit un développement larvaire considérable à la fois de la coquille et du pied.

7° Le Gastéropode reste orthoneure :

a. Quand la coquille larvaire ne se développe que peu ou pas (Limace);

b. Quand la coquille larvaire ne donne pas naissance à une coquille chez l'adulte (Nudibranches);

c. Quand la coquille larvaire ne prend un grand développement qu'à la fin de l'évolution, quand le pied est déjà transformé en organe de reptation (*Helix*, Tectibranches).

8° Les Orthoneures ne sont pas des Chiastoneures détordus. Ils dérivent, comme les Chiastoneures, de la forme larvaire symétrique. Mais la torsion larvaire chez les uns et la déviation larvaire chez les autres imprime à leur organisation tout entière un caractère qui ne

peut s'effacer par la suite ; d'où l'absence de termes de passage entre les deux groupes.

Le type orthoneure est moins tordu que le type chiastoneure, parce qu'il n'a subi que la déviation larvaire au lieu de la torsion larvaire et non parce qu'il a subi une détorsion.

9° La forme chiastoneure ou orthoneure du système nerveux dépend de la torsion larvaire ou de la déviation larvaire qui se produisent, elles-mêmes, sous l'influence du développement plus ou moins considérable du pied et de la coquille.

10° Lorsqu'un Gastéropode pond ses œufs sans les mettre à l'abri dans une ponte durable, certains centres nerveux de l'adulte sont étirés en forme de cordon ou de chaîne. Lorsque l'œuf du Gastéropode reste à l'abri d'une ponte durable ou d'une coque résistante, les centres nerveux ont une forme globuleuse.

11° La forme allongée et scalaire des ganglions pédieux et parfois des deux premiers ganglions du centre asymétrique (ganglions palléaux) tient au grand développement du pied à un stade très jeune.

Quand le pied s'accroît de très bonne heure, les ganglions pédieux, non encore différenciés de l'épithélium, s'allongent comme lui et prennent une forme en échelle.

Dans les mêmes conditions, si les ganglions palléaux naissent dans le voisinage des centres pédieux, ils sont entraînés avec le pied ainsi qu'une portion du manteau.

L'échelle nerveuse située dans le pied est alors mixte et la portion du manteau entraînée avec le pied constitue la collerette, nom donné depuis longtemps par M. de Lacaze-Duthiers à cet organe chez l'*Haliotis*. On doit considérer cet organe comme un *épipodium palléal* et le distinguer de l'épipodium d'origine pédieuse qu'on trouve dans d'autres formes de Gastéropodes.

12° Même dans les formes inférieures, les centres pédieux du type

orthoneure ne sont jamais scalariformes, parce que le pied ne s'accroît considérablement qu'à une époque avancée du développement, lorsque les centres se sont séparés de l'ectoderme formateur et sont devenus autonomes.

13° L'enroulement de la coquille (symétrique ou asymétrique) est un phénomène indépendant de la torsion larvaire et de la déviation larvaire, ainsi que le démontre le développement de l'*Acmœa virginea*.

Il est, également, indépendant de l'asymétrie interne du Gastéropode, puisque le Chiastoneure aussi bien que l'Orthoneure peuvent présenter le type symétrique ou asymétrique de la coquille.

14° L'enroulement de la coquille a pour cause la position que prend le pied par rapport à la coquille :

a. Si le pied se place dans l'axe de la coquille, l'enroulement à lieu dans le même plan et la coquille est symétrique ;

b. Si le pied se place obliquement par rapport à la coquille, l'enroulement est asymétrique.

15° L'enroulement de la coquille est produit par un arrêt de développement de la coquille dans le point où elle est en contact avec le pied.

16° Chaque fois que, dans le cours du développement d'un Mollusque, l'antagonisme de croissance entre la coquille et le pied ne se produit pas, le Mollusque reste symétrique.

Le Chiton est un Gastéropode orthoneure symétrique, qui n'est soumis ni à la flexion ano-pédieuse, ni à la déviation larvaire, ni à la torsion larvaire.

Le Dentale est un Gastéropode orthoneure qui ne subit que la flexion ano-pédieuse, et n'éprouve ni déviation larvaire ni torsion larvaire, par suite de l'adaptation spéciale du pied fouisseur qui ne s'étale pas comme celui des autres Gastéropodes.

Le Céphalopode, soumis, comme le précédent, à la courbure anopédieuse, reste un Mollusque symétrique, parce que le conflit entre la coquille et le pied ne se produit pas, le pied devenant un organe préhenseur péri-buccal (bras et entonnoir).

L'Acéphale reste symétrique malgré le développement considérable de la coquille et du pied, parce que le conflit de croissance ne peut pas s'établir entre ces deux organes, par suite de la division de la coquille en deux portions symétriques.

ÉTUDE SUR LE DÉVELOPPEMENT

DE LA

CONVOLUTA ROSCOFFENSIS GRAFF[1]

PAR

JIVOÏN GEORGÉVITCH

Professeur extraordinaire de zoologie à la Faculté des sciences de Belgrade.

Sur l'anatomie des Rhabdocœles acœles existent des travaux importants de Delage[2] et de Graff[3], dans lesquels nous trouvons beaucoup de données qui sont en discordance avec les résultats auxquels est arrivée Pereyaslawzewa[4] dans sa récente *Monographie des Turbellariées de la mer Noire*.

Ces discordances proviennent du fait que les deux premiers auteurs se sont occupés uniquement de l'anatomie des Acœles, ignorée à cette époque, et c'est Pereyaslawzewa seule qui a tenté d'étudier l'embryologie de ces animaux. C'est ce qui explique le fait que Delage, dans l'introduction de ses importantes études sur les Rhabdocœles acœles, puisse dire : « L'un des trois feuillets fondamentaux de l'embryon, l'endoderme, n'est pas représenté chez l'adulte, et l'embryogénie n'a pas encore démontré, bien que cela soit probable, qu'il existe chez l'embryon. »

C'est ce qui explique également que Graff prétende que le paren-

[1] Travail fait aux laboratoires de zoologie de Roscoff et de la Sorbonne.

[2] Y. Delage, *Études histologiques sur les Planaires rhabdocœles acœles* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1886).

[3] L. von Graff, *Die Organisation der Turbellaria acœla*, Leipzig, 1891.

[4] Sophie Pereyaslawzewa, *Monographie des Turbellariées de la mer Noire*, Odessa.

chyme des Acœles provient de l'endoderme et du mésoderme des autres Turbellariées, sans avoir fait, il est vrai, l'embryologie de ces animaux. Pereyaslawzewa décrit, en se basant tant sur ses recherches anatomiques que sur les recherches embryologiques, une cavité digestive chez l'adulte et chez l'embryon, un cœlenteron entre les deux cellules endodermiques ; chez *Aphanostoma*, *Convoluta* et d'autres, il y a un cœlome également visible de bonne heure. Ces faits la conduisent à cette conclusion que l'*acœlie* n'existe pas réellement, et qu'il faut changer par conséquent le nom des *Acœles* en *Pseudoacœles*.

Toutes ces questions, difficiles à résoudre anatomiquement, demandaient une interprétation embryologique. C'est ce qui a décidé M. Delage à me confier l'étude du développement de la *Convoluta Roscoffensis* Graff, qui lui a servi, il y a une quinzaine d'années, à des études si savantes sur l'histologie des Rhabdocœles acœles.

Mais je n'aurais pu mener à bien mon travail sans les envois de *Convoluta* et le bienveillant accueil que m'a fait M. H. de Lacaze-Duthiers au laboratoire de Roscoff où j'ai passé les mois d'août et septembre 1898. Qu'il me soit permis d'exprimer à MM. les professeurs de Lacaze-Duthiers et Delage ma pleine gratitude.

J'ai porté mon attention sur le processus du développement en général, et surtout sur la formation du parenchyme. Pour cela, l'étude par transparence m'était de peu d'utilité, et j'étais obligé de recourir à la méthode des coupes. Un des meilleurs fixatifs, soit pour les embryons, soit pour les animaux adultes, est certainement le liquide de Gilson. Comme la pénétration de la paraffine se fait lentement et difficilement à travers la coque et les membranes chitineuses, il est bon d'employer une double inclusion au collodion et à la paraffine.

Mon matériel provenait pour la plus grande partie de l'île de Batz située en face du laboratoire de Roscoff, où les *Convoluta* se trouvent en grandes plaques à la marée basse.

I

LA DIVISION DE L'ŒUF ET LA FORMATION DE LA GASTRULA.

La maturation et la fécondation de l'œuf s'accomplissent dans le corps de l'animal. L'émission des globules polaires et leur résorption s'accomplissent aussi dans le corps de l'animal, de sorte que l'œuf pondu en est dépourvu. Chaque œuf pondu est entouré d'une capsule transparente, et ordinairement des groupes de cinq à douze œufs sont aussi enveloppés dans un cocon commun, également transparent ; c'est ce qui permet l'étude des œufs vivants jusqu'au stade gastrula.

Rarement, et l'on peut dire que c'est un cas exceptionnel, il y a un seul œuf pondu. La ponte s'effectue de préférence de bon matin ou vers le soir. L'arrangement des œufs dans le cocon commun n'est pas constant ; mais on peut dire qu'ils sont placés vers la périphérie et qu'en général il n'y en a pas au centre du cocon. Les œufs, sphériques ou ovoïdes, portent en leur centre des petits noyaux et sont parfaitement dépourvus de toute espèce de pigment.

Peu après la ponte, l'œuf commence à se diviser, d'abord en deux blastomères d'une grandeur à peu près égale (*ed*, fig. 1). Après un court temps de repos, ces deux blastomères en donnent par division deux autres beaucoup plus petits, qui se placent dans le plan de la première division (*ec*, fig. 2 et 3). Entre ces quatre blastomères existe une petite cavité de segmentation qui, à partir de ce moment, devient de plus en plus petite pour disparaître définitivement au stade à huit blastomères.

Comme Lang l'avait décrit pour les Polyclades [1], ce jeune stade de *Convoluta* permet déjà l'orientation du futur animal, car les deux petits blastomères (*ectoderme*) indiquent la partie dorsale, tandis que les deux plus grands (*endoderme*) indiquent la partie ventrale du futur animal.

[1] A. Lang, *Die Polycladen des Golfes von Neapel,* etc., Leipzig, 1884 (*Fauna und Flora,* etc.).

Après un court repos, les cellules endodermiques donnent, en se divisant latéralement, deux autres cellules intermédiaires comme grandeur entre les blastomères ectodermiques et endodermiques (*ms*, fig. 4). Elles représentent les initiales du *mésoderme*. Immédiatement après, les deux blastomères ectodermiques en produisent deux autres (*ec*, fig. 5), ce qui porte le nombre total à huit blastomères. L'embryon est au stade *blastula*. Pendant l'état de repos, les cellules de la blastula se rangent et se tassent de telle manière que les deux cellules endodermiques occupent le milieu de la partie inférieure de la blastula; les deux cellules mésodermiques sont latérales et un peu en haut, tandis que les cellules ectodermiques occupent la partie supérieure.

Il faut remarquer ici qu'après chaque période de division, pendant laquelle les cellules nouvellement produites sont sphériques, survient un état de repos, beaucoup plus prolongé qu'on ne le voit chez d'autres animaux; pendant cet état de repos, les cellules se rangent et se tassent de telle manière qu'elles deviennent polygonales et qu'elles adhèrent intimement les unes aux autres par toute l'étendue de leur surface.

Il m'a été impossible de suivre pendant la division la formation de l'amphiaster et sa division, mais le petit nombre des blastomères et leur position réciproque sont une garantie suffisante pour la provenance des blastomères.

Si l'on compare cette blastula avec les stades correspondants d'autres Turbellariées, on est frappé tout d'abord par sa symétrie bilatérale. En effet, tandis que, chez *Discocœlis tigrina* [1], à ce stade, il y a huit cellules ectodermiques, quatre mésodermiques et quatre endodermiques arrangées de telle manière qu'elles nous rappellent la symétrie radiaire, symétrie qui persiste dans les stades suivants, ce qui a permis à beaucoup d'auteurs de comparer les Turbellariées aux Cténophores ; au contraire, chez *Convoluta*, la symétrie bilaté-

[1] A. Lang, *loc. cit.*, p. 332.

rale s'accuse dès le commencement et persiste pendant toute la vie de l'embryon et de l'animal adulte.

Au stade suivant qui conduit vers la formation de la gastrula, les quatre blastomères ectodermiques en donnent quatre autres par division, les deux mésodermiques deux nouveaux, tandis que les deux blastomères endodermiques restent indivis (fig. 6 et 8).

La division des deux cellules mésodermiques précède celle des blastomères ectodermiques, et le même fait se produit au stade suivant (fig. 8). Les blastomères mésodermiques sont nettement distincts des blastomères ectodermiques par leur grandeur et par leur position. Après le stade de repos, les blastomères sont arrangés de telle manière que quatre des blastomères ectodermiques occupent le pôle aboral, les deux endodermiques le centre du pôle oral, tandis que les blastomères mésodermiques descendent de la partie supérieure vers la partie inférieure et vers les côtés jusqu'à ce que les blastomères inférieurs viennent se placer à côté de l'endoderme, à peu près dans le même plan.

A ce stade, tout porte à croire qu'il y a une invagination de l'endoderme. La figure 7, qui représente une coupe optique d'embryon à ce stade après l'arrangement des blastomères, donne une idée nette de la position réciproque des blastomères et de l'invagination de l'endoderme. Cependant cette invagination est de courte durée, car, aux stades suivants, la gastrula s'achève par épibolie. Sur la même figure, on voit que les cellules endodermiques touchent les blastomères ectodermiques et que, par conséquent, la cavité de segmentation qui existait encore, fort réduite il est vrai, avant l'arrangement définitif des blastomères, n'existe plus.

Le stade représenté dans la figure 6 a été vu par Pereyaslawzewa [1], chez *Aphanostoma*, et par Gardiner [2], chez *Polychœrus caudatus* Mark. Cependant, si j'ai bien compris le texte de Pereyaslawzewa, cet au-

[1] Pereyaslawzewa, *loc. cit.*

[2] E.-G. Gardiner, *Early development of* Polychœrus caudatus *Mark* (*Journ. of Morphol.*, vol. II, nº 1, 1895, p. 155-176).

teur croit qu'il y a une seule paire de blastomères mésodermiques, celle située en bas et qui donne naissance « aux deux petites cellules ur-endodermiques », comme les deux blastomères endodermiques.

Gardiner prétend que l'ectoderme provient uniquement des quatre paires de blastomères qui représentent pour nous l'ectoderme et le mésoderme, tandis que les blastomères endodermiques donnent le *mésentoderme* après que les quatre paires ont atteint le chiffre de soixante-six blastomères.

Comme la question du mésoderme chez les Turbellariées acœles n'est pas encore assez claire, qu'il nous soit permis d'entrer dans quelques courtes considérations. Tandis que Graff, en se basant sur les travaux de Gœthe[1], croit à un endoderme indifférent, c'est-à-dire à un mésentoderme de qui provient le parenchyme, Lang sépare, dès le début, le mésoderme de l'endoderme. Mes propres recherches m'autorisent à me rallier complètement aux idées de Lang, d'autant plus que, comme on le verra plus loin, dans la formation du parenchyme, le rôle du mésoderme et de l'endoderme est nettement délimité.

C'est aussi l'opinion de Pereyaslawzewa, quoiqu'elle ne soit pas assez explicite sur le sort futur de l'endoderme et du mésoderme, et surtout sur la formation du parenchyme.

Les stades suivants conduisent à la formation de la gastrula par épibolie. Les cellules mésodermiques supérieures, qui correspondent au mésoderme de deuxième ordre (*ur-mesoderm zellen zweiten Ordnung*) de Lang, précèdent, dans leur division, les cellules ectodermiques. Immédiatement après, les cellules ectodermiques commencent à se diviser ; mais il m'a été impossible de suivre l'ordre de leur division, tellement elle est rapide.

En même temps, les contours cellulaires, qui étaient jusqu'à ce stade nets, deviennent difficiles à distinguer, l'embryon se contracte dans son ensemble et de forme pentagone devient sphérique (fig. 9).

[1] A. Gœthe, *Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Thiere. I. Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Würmer*, Leipzig, 1882.

Les cellules ectodermiques l'emportent en nombre sur les autres, les recouvrent peu à peu de tous côtés. Pendant ce temps, les deux cellules endodermiques donnent naissance du côté inférieur à deux autres cellules, ainsi que les deux blastodermes mésodermiques inférieurs, de sorte qu'à ce stade (fig. 10) il y a lieu de distinguer, à la partie orale de l'embryon, quatre cellules plus claires que les autres et qui, pour Pereyaslawzewa, représentent un « ur-endoderme ».

Dans une note précédente[1], j'ai nommé les deux cellules provenant des deux endodermiques l'*endoderme primaire*, ainsi que Pereyaslawzewa les a désignées avec les deux autres provenant de blastomères mésodermiques, à l'instar de ce que Lang a décrit chez les Polyclades. Mais, depuis lors, j'ai reconnu que ces cellules se comportent dorénavant comme un mésoderme, de sorte que, quand la gastrulation par épibolie s'achève, il y a une couche de cellules mésodermiques entre l'endoderme et l'ectoderme, comme on peut le bien voir sur les figures 12 et 13. La figure 12 nous présente un embryon en coupe optique à un stade plus avancé où les cellules endodermiques se sont divisées vers la partie supérieure. On voit quatre grandes cellules (*ed*, fig. 12) endodermiques au milieu d'une masse cellulaire mésodermique (*ms*, fig. 12). Des deux côtés, on remarque encore (*msd*, fig. 12) les descendantes de ces deux cellules mésodermiques, qui se sont comportées comme les deux blastomères endodermiques. Elles se confondent avec celles qui sont issues de l'endoderme pour former ce qu'on peut nommer le *mésoderme de troisième ordre*, par analogie avec la nomenclature adoptée par Lang. Ceci se voit encore mieux sur la figure 13, qui représente une coupe sagittale d'un embryon à un stade un peu plus avancé que celui de la figure 12. Au-dessous des grandes cellules endodermiques (*ed*), on voit deux couches de cellules beaucoup plus petites. Celles qui sont directement au-dessous de l'endoderme représentent le mésoderme de troisième ordre avec les cellules (*msd*) issues de cellules mésodermiques.

[1] *Comptes rendus*, séance du 13 février 1899.

Le mésoderme de troisième ordre apparaît déjà au stade représenté par la figure 8. L'apparition des cellules endodermiques précède celles du mésoderme. Au stade figure 9, elles sont déjà nettement visibles au-dessous de l'endoderme en forme de croissant, dont la masse est beaucoup plus claire que celle des cellules endodermiques. En même temps, les cellules mésodermiques inférieures commencent à se diviser. Pendant ce temps, l'ectoderme commence à recouvrir la zone où se trouve l'endoderme. Dans le stade de la figure 10, l'ectoderme recouvre la plus grande partie des deux cellules endodermiques, mais qui sont encore visibles grâce à une teinte plus foncée qui tranche nettement sur la teinte plus claire des cellules ectodermiques et des cellules mésodermiques. Les plus claires sont les cellules mésodermiques de troisième ordre.

Dans le stade plus avancé qui coïncide avec la division des deux grands blastomères endodermiques en quatre, l'ectoderme recouvre de tous les côtés l'embryon. Il m'a été impossible de distinguer, pendant ce temps, quoi que ce soit qui serait l'analogue du blastopore : aucun écartement ni arrangement spécial tant entre ces cellules ectodermiques qu'entre celles du mésoderme pour former un blastopore.

Si l'on s'adresse aux cellules endodermiques, le même fait se retrouve. Les blastomères endodermiques sont trop intimement accolés l'un à l'autre, tant sur les coupes optiques (fig. 7, 8, 9, 10 et 12) que sur les coupes (fig. 11), pour laisser le moindre doute sur l'absence d'un archentéron. La figure 11 nous présente une coupe transversale d'une jeune gastrula dont les cellules endodermiques sont entourées de tous les côtés par le mésoderme et l'ectoderme. Les cellules endodermiques sont encore en pleine activité et prêtes à se diviser, mais elles sont intimement accolées tant sur cette coupe que sur la série des coupes de l'embryon entier. De telle sorte, sans le moindre doute, il n'y a pas de cœlentéron. Ceci s'entend pour les coupes des gastrula à plusieurs cellules endodermiques.

Pourtant, Pereyaslawzewa décrit et donne la coupe d'une jeune

gastrula à deux cellules endodermiques, entre lesquelles existe déjà un archentéron. Voilà les termes textuels de Pereyaslawzewa : « L'archentéron y est très étrange, quoique incontestable, visible aussi bien sur les œufs vivants que sur les coupes de ces stades. »

Je n'ai aucune étude personnelle sur le développement d'*Aphanostoma*, aussi je ne conteste pas le fait que peut-être, chez cet Acœle, il y a une cavité gastrique. Mais, comme Pereyaslawzewa prétend que la même marche de développement se constate chez les genres *Convoluta, Darwinia*, *Schizopora*, etc., je puis nier formellement le fait que chez *Convoluta Roscoffensis* existe, à aucun stade, une cavité gastrique ; on peut dire que la gastrula est, dès le commencement, pleine, et ce caractère persiste chez l'animal parfaitement formé.

En faveur de mon opinion, je puis citer encore le fait que Gardiner[1] n'a trouvé aucune trace de cavité gastrique chez *Polychœrus caudatus*.

A en juger d'après le dessin de Pereyaslawzewa, on peut croire à une mauvaise fixation du matériel qui a permis la contraction et même la déchirure de deux cellules endodermiques, ce qui a donné l'illusion de l'existence du cœlome d'un côté et, de l'autre, de l'existence d'une cavité gastrique. Au reste, Pereyaslawzewa ne possède pas beaucoup de coupes de ces stades, qui lui étaient difficiles à faire, de sorte qu'elle était obligée de se baser plutôt sur les coupes optiques.

Ce qui peut se dire de la cavité gastrique peut se dire aussi pour le cœlome. Nulle part, je n'ai trouvé aucune trace de cette cavité ; on peut en juger en comparant mes dessins depuis la figure 7 jusqu'à la figure 15. Mais, comme les organes génitaux suivent toujours une marche définie, on peut conclure qu'il doit y avoir une cavité cœlomique, un gonocèle[2], dont la formation m'a du reste totalement échappé, malgré mes efforts persévérants.

[1] Gardiner, *loc. cit.*

[2] H.-E. Ziegler. *Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage*, Leipzig, 1898.

Cette question de l'entérocèle étant tranchée, reprenons maintenant la suite du développement. Les cellules endodermiques subissent un grand nombre de divisions (fig. 12, 13 et 14, *ed*). Les cellules mésodermiques en font autant, diminuant de volume après chaque division, jusqu'à un moment où il est impossible de les distinguer des blastomères ectodermiques. Ceux-ci deviennent de plus en plus petits, de telle sorte qu'on a beaucoup de peine à les distinguer à partir du stade représenté par la figure 12. On sait que l'ectoderme subit des changements, après quoi il se présente en forme de syncytium chez l'animal adulte. Pourtant son état cellulaire est incontestable, comme le prouve l'embryologie.

Les cellules endodermiques tout en se divisant subissent, elles aussi, de grands changements dans leur protoplasma. Les cellules paraissent être atteintes de dégénérescence en ce sens que leur protoplasma devient finement granuleux, se contracte autour du noyau, qui lui-même subit les mêmes phases et laisse finalement un espace clair autour de la membrane (*ed*, *pc*, fig. 13 et 14).

La marche de cette dégénérescence est progressive, de sorte que les plus jeunes cellules endodermiques sont en pleine division alors que les plus vieilles sont en pleine dégénérescence. Tous ces changements nous conduisent vers la formation de ce qu'on appelle fort improprement le *parenchyme* des Acœles, dont nous voulons aborder l'étude dans le chapitre suivant, vu la grande importance qui s'attache à son étude embryologique.

Pendant que l'endoderme subit ces changements, l'ectoderme se revêt de cils vibratiles très courts, fort espacés d'abord, et commence lentement à tourner dans la coque de l'œuf. Les cils apparaissent exactement au stade représenté par la figure 12. A ce stade, l'embryon s'allonge et grandit beaucoup. Cet allongement est si grand que, très souvent, l'embryon se courbe sur lui-même avant de percer la coque. Au stade dont on a tiré la figure 14, l'embryon commence à se contracter lentement grâce aux cellules musculaires qui commencent à se former. En effet, en quelques endroits autour de

l'endoderme et juste à la place où se trouvent les muscles de l'animal adulte, les cellules mésodermiques s'allongent (*ml*) et deviennent un peu distinctes des autres cellules environnantes. Je n'ai pu suivre les phénomènes intimes qui conduisent à la formation définitive des muscles, ces cellules n'étant en somme pas assez différenciées pour permettre de les suivre dans les stades suivants. Pourtant, leur place et le fait que l'embryon commence à se contracter lentement montrent assez que ces cellules nous représentent l'ébauche musculaire.

A cette époque, nous trouvons la formation du système nerveux, des organes des sens et, fort probablement, des organes génitaux.

La partie antérieure du corps de l'embryon est allongée et de beaucoup plus développée chez celui-ci qu'elle ne l'est chez l'animal adulte. C'est de l'ectoderme de cette partie que se forme le système nerveux. Les premières ébauches m'ont échappé et ce n'est que vers la fin de la période que l'embryon traverse dans l'œuf, représentée par la figure 15, que j'ai pu nettement distinguer ce qui sera le système nerveux. En tout cas, chez *Convoluta*, il n'y a nullement cet épaississement pair des cellules ectodermiques au pôle aboral que Pereyaslawzewa avait décrit chez *Aphanostoma*, et qui représente l'ébauche du système nerveux.

Sur la figure 15 qui représente la coupe sagittale d'un embryon qui tournait activement dans la coque, on voit, à la partie antérieure, une accumulation de nombreux noyaux de l'ectoderme, recouverts par les noyaux des cellules mésodermiques. A cette époque, la distinction des contours cellulaires est déjà impossible ; c'est pourquoi j'emploie les termes de *noyaux ectodermiques* et *mésodermiques*. Au-dessous de cette masse nerveuse, on voit un petit nombre de noyaux arrangés de manière à former une sphère ; c'est ce qui est l'ébauche de l'otocyste (*ot*, fig. 15).

La formation de l'organe frontal m'a échappé, mais il est fort probable qu'il est aussi d'origine ectodermique et naît de la paroi dorsale de l'ébauche du système nerveux ou dans son voisinage, si l'on

se rapporte aux relations existant entre cet organe et le système nerveux de l'animal adulte.

Comme le blastopore ne se forme pas nettement, je ne puis dire rien sur son sort ultérieur et la formation de la bouche définitive. Pour nous, le blastopore, formé par les cellules ectodermiques à la partie inférieure des blastomères endodermiques, est plein, dès le commencement, au même titre que le cœlentéron, conviction basée sur l'étude de nombreuses préparations tant d'embryons entiers que de coupes aux différents stades. Je dois avouer qu'il m'a été presque impossible de trouver, même chez l'animal adulte, la bouche décrite par Delage et Graff. A l'endroit où se trouve la bouche indiquée par ces auteurs, j'ai trouvé, il est vrai, un enfoncement de l'ectoderme, mais le fond de cette invagination était toujours tapissé par les cellules ectodermiques. De sorte qu'on peut dire que le parenchyme de l'animal adulte n'est nullement en communication, par l'intermédiaire de la bouche, avec l'extérieur, opinion qui trouve un grand appui dans le fait que les *Convoluta*, pendant leur vie, n'absorbent aucune nourriture solide.

En effet, sur de nombreuses séries discontinues tant de coupes transversales que sagittales des animaux adultes, je n'ai nullement trouvé aucune trace de nourriture solide dans le parenchyme.

G. Haberlandt[1] est arrivé aux mêmes résultats quand il dit, à la page 88 : « Je dois accepter que les *Convoluta* adultes, dans les conditions normales, ne prennent nullement ou exceptionnellement la nourriture de l'extérieur et se laissent nourrir exclusivement par leurs zoochlorelles. » Et, plus loin, il dit : « Peut-être que la nécessité pour la nourriture prise de l'extérieur s'est bornée pendant la période du développement, alors que l'activité assimilatrice des zoochlorelles, qui se divisent elles-mêmes, ne suffit pas à satisfaire au besoin d'accroissement et d'assimilation. »

D'après mes études, il est certain que les *Convoluta* ne prennent

[1] G. HABERLANDT, *Uber den Bau und Bedeutung der Chlorophyllzellen von* Convoluta Roscoffensis (*Monographie de Graff*).

de nourriture, pas plus pendant la période embryonnaire que pendant l'état adulte, et que, pendant l'état embryonnaire, les changements et la dégénérescence des cellules endodermiques suffisent à subvenir aux besoins de nutrition pour l'accroissement, alors que, pendant l'état adulte, la fonction nutritive est dévolue aux zoochlorelles.

Ici se rattache la question de savoir d'où viennent les zoochlorelles, quelle est leur nature et comment elles se comportent dans l'organisme de la *Convoluta*? J'avoue que ces questions m'ont donné beaucoup plus de peine que toutes les autres, sans que j'aie eu la chance de les résoudre définitivement, pas plus qu'Haberlandt qui en a fait une étude spéciale. Comme il a traité avec beaucoup d'étendue les deux dernières questions, je renvoie à son mémoire, et je veux dire quelques mots sur la provenance des zoochlorelles que mes études embryologiques m'ont conduit à chercher.

J'ai trouvé les premières traces de zoochlorelles dans l'embryon qui a quitté la coque de l'œuf et qui nage librement dans l'eau, au milieu des individus verts. Jamais je n'ai trouvé de trace de chlorophylle soit dans l'œuf, soit dans les stades suivants. La présence de zoochlorelles est subite et d'autant plus difficile à expliquer, car, comme on a vu, les embryons à ces stades n'ont aucune ouverture avec laquelle leur plasma intérieur communique avec le milieu ambiant. La question est d'autant plus compliquée que ces premiers vestiges de chlorophylle se trouvent déjà à l'intérieur de l'animal dans cette partie qu'on désigne actuellement sous le nom de *parenchyme périphérique*.

Il y a deux manières de s'expliquer la question. Ou bien les zoochlorelles sont de vraies algues qui, postérieurement, pénètrent de l'extérieur dans le corps des *Convoluta*; ou bien les œufs des *Convoluta* possèdent une ou plusieurs algues non colorées et dont les chromatophores se colorent au cours de développement.

Voilà les expériences que j'ai faites en vue de m'expliquer la pronance de zoochlorelles. Je filtre l'eau de mer soigneusement, même

plusieurs fois ; je lave les œufs récemment pondus également avec l'eau filtrée, et je les laisse se diviser dans cette eau. La marche de la segmentation se fait régulièrement, les embryons parviennent à quitter leurs coques et commencent à nager dans cette eau. Ils vivent ainsi un ou deux jours et meurent.

Avec les mêmes précautions, je mets d'autres embryons dans la chambre verte (une boîte en verre vert), et ceux-ci meurent encore plus vite.

La conclusion naturelle de ces expériences est que les embryons ne peuvent se passer de zoochlorelles et ne peuvent atteindre l'état normal sans ces algues. Tout porte à croire que pendant les premiers âges, alors que les zoochlorelles ne sont pas visibles dans les embryons, ceux-ci se nourrissent aux dépens de réserves que les cellules endodermiques leur procurent, car il est certain qu'ils n'absorbent pas d'autre nourriture. Aussitôt que cette réserve est épuisée, les zoochlorelles apparaissent pour subvenir aux besoins de nutrition. C'est en nageant dans l'eau où se trouvent les animaux adultes qu'ils s'en infectent.

II

LA FORMATION DU PARENCHYME ET SA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE.

La solution de la provenance du parenchyme est, sans doute, la plus importante question qu'on attendait depuis les travaux anatomiques de Delage et Graff. C'est ici que les opinions les plus contradictoires existent, tant sur la manière de comprendre la structure histologique du parenchyme que sur sa signification morphologique. Pour tous les détails histologiques, je renvoie aux travaux de Delage et Graff, et je veux donner ici un court résumé sur sa structure et sa position, afin de pouvoir comprendre ce qui suivra sur son développement.

Sous le nom de *parenchyme* ou, comme Delage dit, *réticulum*, on désigne un tissu qui remplit tout le corps et dans lequel se trouvent tous les organes de l'animal. Ce tissu apparaît extrêmement com-

pliqué d'après les récents travaux de Graff, au moins pour les autres Acœles que notre *Convoluta,* et j'avoue n'avoir point trouvé cette complication pour la *Convoluta.* Sur des coupes transversales des animaux adultes bien fixées et colorées à l'hématoxylène, on distingue d'abord une partie périphérique avec beaucoup de noyaux et de zoochlorelles, et une partie centrale, finement ponctuée avec des noyaux épars et très rares et qui paraît être plus claire, parce qu'elle ne se colore pas facilement. Les deux parties adhèrent intimement l'une à l'autre. Les éléments anatomiques qui les composent sont déjà décrits par Delage, et je n'insisterai ici davantage.

Si nous nous rapportons à Graff, qui a résumé d'une manière très claire les différentes catégories sous lesquelles se range le parenchyme des Acœles, nous dirons qu'il y a un *parenchyme central* clair et un *parenchyme périphérique.* Ces parenchymes sont creusés de lacunes et c'est dans ces lacunes que se trouvent les zoochlorelles, les organes génitaux, etc. La provenance de ces vacuoles est aussi incertaine. Tandis que, pour les uns, elles sont intracellulaires, pour les autres, elles sont intercellulaires.

Tâchons maintenant de voir quels sont les renseignements que l'embryologie nous apporte sur ces questions.

D'abord, la provenance du parenchyme. Si l'on se rapporte à la figure 12, on voit que les cellules endodermiques (*ed*) ont commencé à se segmenter et que par conséquent, en continuant à se diviser, elles donneront un tissu endodermique. Ce tissu dès l'origine tranche nettement sur les autres. D'abord, ses cellules sont plus grandes et, comme nous avons vu, atteintes de bonne heure de la dégénérescence, ce qui se voit sur les figures 13 (*ed*, *pc*) et 14 (*pc*).

Sur la figure 13 qui représente une coupe sagittale tirée d'une série de coupes irréprochables comme fixation et coloration, on voit d'abord au milieu deux grandes cellules (*ed*), que leur position et leur structure désignent tout de suite comme les premiers blastomères endodermiques. Au-dessus d'eux, on voit les contours d'autres cellules, qui se présentent sous le même aspect et qui sont, par

conséquent, leurs congénères. Même chose sur la figure 14 qui nous donne une coupe coronale d'un embryon à un stade plus avancé que celui représenté par la figure 12. Ici, sur la figure 14, on voit encore mieux la position que les cellules endodermiques occupent dans les stades plus avancés, comme celui dont on a tiré la coupe (fig. 15) et chez l'animal adulte.

Sur la figure 13, on voit nettement les cellules mésodermiques (*ms*) et celle désignée par moi comme mésoderme de troisième catégorie et, par Pereyaslawzewa, comme ur-entoderme. Elles se trouvent (*msd*) au-dessous et du côté de deux blastomères endodermiques (*ed*). Elles ont l'aspect des cellules mésodermiques et ne sont nullement atteintes de la dégénérescence. On reconnaît facilement leur position sur la figure 14.

Déjà à ce stade (fig. 13), la partie de l'embryon occupée par l'endoderme se distingue nettement du reste, non seulement par la structure de ces cellules, mais aussi parce qu'elle est plus claire, car ses cellules ne se colorent que très difficilement.

On peut suivre pas à pas la transition des différents stades que traverse l'endoderme depuis le stade représenté par la figure 12 jusqu'à celui de la figure 15, ce qui nous a dispensé de multiplier le nombre des figures. De sorte que le *parenchyme central* (*pc*, fig. 13, 14 et 15) *est uniquement d'origine endodermique*. Ce qui explique maintenant la fonction digestive de ce parenchyme central que Graff lui a assigné.

Le *parenchyme périphérique*, que Graff considère aussi comme tissu de soutien, *est formé uniquement de cellules mésodermiques*, comme l'on voit clairement dans les figures 13 (*ms*) et 14 (*pp*).

Reste la question des vacuoles. Comme nous avons déjà dit, Delage croit qu'elles sont intercellulaires, tandis que Graff et Lang prétendent qu'elles sont intracellulaires. Il n'était pas difficile de conclure des faits anatomiques qu'elles étaient intercellulaires, si l'on ne voulait échapper à la conclusion que Delage avait faite en émettant son opinion sur la nature des vacuoles. Elle est si concluante,

que je crois nécessaire de la citer textuellement : « Les aréoles sont données comme n'ayant pas de paroi et comme étant, par suite, des *vacuoles intracellulaires*. D'autre part, les produits sexuels sont contenus dans ces aréoles, les orifices buccal et sexuels conduisent à elles. Ainsi les aliments absorbés pénétreraient dans des cellules!

« Les œufs et les spermatozoïdes, cellules eux-mêmes ou parties de cellules, seraient contenus dans des cellules étrangères! »

Nous avons déjà décrit la marche de la dégénérescence des cellules endodermiques. De ces faits résulte qu'à un moment donné et avant que la membrane cellulaire se résorbe, il y a un espace vide tout autour de la cellule, entre le protoplasma de celle-ci et sa membrane. Sur la figure 14, on peut se rendre très bien compte de ce fait. Dans un stade plus avancé, les contours cellulaires s'effacent, les membranes se résorbent, et alors les espaces vides des différentes cellules se touchent et se confondent entre eux. De là résulte un système de *lacunes intercellulaires* dans le parenchyme central.

Il est fort probable que les lacunes du parenchyme périphérique se forment de la même manière, mais je n'ai pu suivre la marche de leur développement.

Il est facile maintenant de s'expliquer la marche des cellules sexuelles dans ces lacunes.

Sur nos coupes transversales, les cellules sexuelles se trouvent toujours dans les lacunes sur la périphérie du parenchyme central, donc entre le parenchyme central et le périphérique. Ces lacunes les conduisent jusqu'aux orifices de sortie. Vu la position de ces organes, il est certain que les lacunes du parenchyme périphérique servent aussi à loger les organes sexuels. Et comme les organes sexuels sont logés dans les cavités du corps secondaire (gonocœles), ne peut-on voir dans ces lacunes la cavité du corps, d'autant plus que, d'après beaucoup d'auteurs, la cavité du corps secondaire était primitivement un gonocœle[1].

[1] H.-E. Ziegler, *loc. cit.*, p. 72.

Si les fait et suppositions que j'ai avancés sont reconnus exacts, je peux confirmer, avec Graff, l'exactitude des idées de Spengel. Spengel [1], se basant sur une opinion de Huxley [2], dit que l'« acœlie » peut n'être qu'apparente et qu'on peut considérer l'intestin comme diffus; en effet, les cellules endodermiques ne forment ni un feuillet, ni un amas fermé, mais forment un syncytium amœboïde entre les éléments mésodermiques. D'après mes propres recherches, on voit que ce qui est l'intestin d'autres Turbellariées est formé, chez *Convoluta Roscoffensis*, par une masse non limitée de cellules endodermiques non à l'état amœboïde, mais de vraies cellules qui dégénèrent bientôt pour former le parenchyme central, le vrai représentant de l'intestin d'autres Turbellariées.

Ceci nous conduit à une question que Delage s'était posée, à savoir si l'acœlie et ce manque de système digestif sont primitifs ou secondaires.

Je ne pourrais mieux faire que de citer le texte de Delage [3] :

« Mais à quoi est due cette infériorité d'organisation? Provient-elle d'une série de régressions graduelles ou est-elle la marque d'un développement progressif encore très peu avancé?

« En d'autres termes, l'Acœle est-il un Ver dégénéré provenant d'ancêtres pourvus d'un tube digestif et d'une organisation moins rudimentaire, ou un Protozoaire perfectionné par la multiplication de ces cellules et devenu la souche des Annelés et des Mollusques?

« On conçoit tout l'intérêt qui s'attache à l'étude de ces questions que l'embryologie pourra seule élucider! »

Le fait que la dégénérescence de l'endoderme n'est pas primitive, mais secondaire; qu'il existe primitivement un blastocœle qui, en somme, représente une cavité cœlomique primitive; que les organes génitaux sont logés dans les lacunes, qui sont des gonocœles; qu'il y a des zoochlorelles, nous autorise suffisamment à croire que

[1] Spengel, *Darmlose Strudelwürner Kosmos*, 1884, cité d'après Graff.

[2] Huxley, *Éléments d'anatomie comparée.*

[3] Y. Delage, *loc. cit.*, p. 110.

cette organisation inférieure provient d'une régression d'ancêtres pourvus d'un tube digestif et d'une organisation moins rudimentaire.

EXPLICATION DE LA PLANCHE X.

Lettres communes à toutes les figures de la planche.

ec, ectoderme.
ms, mésoderme.
msd, mésoderme de troisième ordre.
ed, endoderme.
pc, parenchyme central.
pp, parenchyme périphérique.
s, système nerveux.
ot, otocyste.
ml, muscles.

Toutes les figures ont été faites à la chambre claire sous un grossissement de 50 fois et agrandi ensuite 5 fois.

Fig. 1. La division de l'œuf en deux blastomères.

2 et 3. La division de l'œuf en quatre blastomères, dont deux ectodermiques, *ec*, et deux endodermiques, *ed*. La figure 3 présente un embryon vu de côté, tandis que la figure 4 nous le donne de face aborale.

4. Jeune blastula avec la cavité de segmentation nettement visible.

5. Blastula plus avancée.

6. Commencement de la gastrulation.

7. Coupe optique permettant de voir l'invagination de deux blastomères endodermiques.

8, 9, 10. Jeunes gastrula de sept, huit et neuf heures après la ponte.

11. Coupe transversale d'une gastrula à dix heures après la ponte.

12. Coupe optique d'une gastrula à douze heures après la ponte.

13. Coupe sagittale d'une gastrula à quatorze heures après la ponte.

14. Coupe coronale d'une gastrula à seize, dix-huit heures après la ponte.

15. Coupe sagittale de l'embryon à vingt-deux-vingt-quatre heures après la ponte.

NOTES BIOLOGIQUES ET HISTOLOGIQUES

SUR

LA LARVE D'UN DIPTÈRE

(*MICRODON MUTABILIS* L.)

PAR

E. HECHT

Chef des travaux à la Faculté des sciences de Nancy.

Les Diptères myrmécophiles sont relativement peu nombreux et peu connus, certains fréquentent les fourmilières à l'état de larve, d'autres comme imago. Parmi les représentants intéressants du premier groupe, on peut signaler *Microdon mutabilis* L., de cette famille des *Syrphidæ*, qui comprend le groupe bien connu des Volucelles.

L'Insecte adulte ne présente pas de caractères bien frappants, la larve, au contraire, par sa forme bizarre, son habitat dans les fourmilières humides, déroute à première vue le diagnostic. A la voir ramper lentement sur sa face ventrale aplatie, tandis que sa face dorsale s'arrondit en un bouclier, on croirait avoir affaire à un petit Mollusque, à une Limace. La coloration brunâtre du dos de l'animal, son apparence ridée, chagrinée, la coloration blanche et l'aspect luisant de la sole pédieuse, le glissement en masse si caractéristique de la majorité des Gastéropodes, tout contribue à une ressemblance qui excuse largement la méprise des premiers auteurs qui ont eu l'occasion d'étudier la larve du *Microdon mutabilis*, et l'ont prise pour un Mollusque, l'appelant *Parmula* (C. von Heyden), *Scutelligera* (Spix).

Frappé de cette ressemblance, de cette modification adaptative de

la forme extérieure, qui, déjà sensible chez d'autres larves de *Syrphidæ*, chez les Volucelles, paraît avoir atteint son maximum chez le *Microdon,* j'ai étudié ces points de convergence. J'ai recherché si elle était tout apparente et d'extérieur seulement, ou bien si elle se prolongeait, s'affirmait dans l'organisation anatomique de l'animal par l'existence d'organes correspondants à ces particularités de forme; je dois dire de suite que c'est ma première hypothèse qui était la bonne.

Les larves que j'ai pu étudier m'ont été données par M. de Peyerimhoff, que je suis heureux de remercier ici de tout cœur. Elles ont été trouvées dans des fourmilières, tant à Aubure (sanatorium élevé des Vosges) que dans les environs de Toul (Meurthe-et-Moselle). Il ne s'agit pas ici des fourmilières en cônes, formées de débris divers, que tout le monde connaît, mais des galeries que certaines espèces de Fourmis : *Formica fusca* L., *Lasius niger* L., *L. flavus* Fabr., creusent dans les vieilles souches d'arbres. Ce fait indiquerait que ces larves aiment l'humidité, et, en effet, j'ai pu en conserver en captivité, pendant de longues semaines, dans une atmosphère humide, en ayant soin toutefois de les surveiller, car leurs téguments sont vite envahis par des moisissures auxquelles elles ne doivent, du reste, pas être sujettes dans les fourmilières.

I

CONVERGENCE.

Le point de convergence le plus frappant est évidemment la forme, dont dépendent ensuite la plupart des autres points. On ne peut considérer un instant cette larve si déformée, présentant deux faces si nettement différenciées, sans que s'impose de suite à l'esprit sa ressemblance frappante avec une Limace, et mieux encore avec un genre bien caractérisé de Nudibranches : la *Doris;* c'est avec ce type que la convergence persiste. Toutes deux ont la forme générale d'un demi-citron (section en long), toutes deux rampent sur leur face

plane, tandis que leur face dorsale, bombée et renforcée par ses ornements variés, représente la carapace protectrice. C'est bien là la forme en bouclier difficilement saisissable, qui est, pour bien des animaux rampants, leur plus sûr moyen de protection (pl. XI, fig. 4).

Cette convergence réside, non seulement dans la forme générale de l'animal : bouclier oval, allongé suivant le grand axe, mais encore dans le profil des coupes qui offre bien des analogies. Chez la larve, le pourtour du bouclier est légèrement aplati, et au point où il se raccorde avec la face ventrale, est muni d'une bordure de soies, couchées presque parallèlement au sol. Elles constituent une sorte de rebord en biseau qui raccorde parfaitement la surface du bouclier avec celle du substratum. On retrouve un dispositif analogue chez la *Doris* : les bords extrêmes du manteau, renforcés par des spicules spéciaux, au lieu de conserver le profil général de l'animal indiqué par les bords verticaux du pied, divergent légèrement, s'écartent de la base de reptation. Ils sont très mobiles, peuvent, suivant les cas, se relever ou s'appliquer sur le substratum, et constituent ainsi un excellent biseau de raccord analogue à celui de la larve du *Microdon*.

Le mode de locomotion m'a paru un second point de convergence. La larve du *Microdon* se meut très lentement, elle rampe ou mieux encore semble glisser tout d'une pièce à la surface du substratum. Elle se déplace dans toutes les positions, parfois même ventre en l'air, dos en bas, ainsi, par exemple, à la face inférieure d'une lame de verre horizontale ; enfin, tout comme une Patelle, elle s'applique contre les objets, et y adhère avec vigueur par sa face pédieuse, quand on fait effort pour la détacher. Cette face, à son tour, est blanchâtre, brillante, luisante, comme si elle était humectée par un liquide. Devant cette similitude apparente, on aurait pu s'attendre à trouver chez la larve du *Microdon*, des dispositions analogues à celles qui existent chez les Gastéropodes : présence de glandes muqueuses lubrifiant la face plantaire ; même répartition des muscles moteurs.

Mes coupes me permettent de dire qu'il n'y a pas de glandes mu-

queuses, soit disséminées sur l'étendue totale de la face plantaire, soit réunies en un bourrelet sur son bord antérieur. L'aspect brillant et l'adhérence sont dus surtout à une couche très serrée de longues soies simples, semi-rigides, qui forment un épais tapis à la surface de la cuticule et paraissent jouer un rôle capital dans la locomotion. Elles ne manquent qu'à la périphérie de la sole pédieuse, au niveau de la base des soies marginales. Je dois signaler cependant que j'ai cru voir plusieurs fois un flot de liquide, projeté par l'anus, se répandre sur une portion de la face plantaire.

Chez les Gastéropodes à reptation en apparence similaire, les muscles longitudinaux de la face plantaire forment une couche continue à peu près régulière, et il est difficile de saisir des zones de contraction bien délimitées. Chez notre larve, les muscles longitudinaux courant parallèlement à la face plantaire, laissent entre leur face inférieure et l'épiderme un espace libre. De cette face inférieure se détachent, comme d'un nœud commun, de distance en distance et d'avant en arrière, sept groupes de muscles disposés par faisceaux (pl. XI, fig. 4). Divergeant en éventail autour de ce nœud musculaire, ils vont s'insérer sur la face profonde de la cuticule, suivant un mode sur lequel j'aurai à revenir (pl. XI, fig. 9). Grâce à cette disposition en éventail, les faisceaux musculaires qui gagnent directement la cuticule sont à la fois perpendiculaires à sa surface, très courts, et ont leurs points d'insertion très rapprochés. La surface de la cuticule se déprimant légèrement à leur niveau, il se forme, sur la face plantaire de l'animal, au moment des contractions, des groupes de petites stries transversales à position immuable, laissant entre elles autant de petits champs rectangulaires. Ces stries transforment la surface veloutée primitive en une surface rugueuse, ridée, et forment sans doute comme autant de points d'appui pour la reptation de l'animal (pl. XI, fig. 4, 9, *ri*).

Leur valeur mécanique s'accroît encore du fait que les soies qui revêtent la cuticule sont comprimées les unes contre les autres au niveau des replis, se prêtent mutuellement appui et forment ainsi,

par leur juxtaposition, comme autant de petits balais transversaux. Malgré une similitude apparente, le mode de reptation est donc très différent dans les deux cas.

Chez la larve du *Microdon* comme chez les Gastéropodes à forme en bouclier, l'orifice buccal est reporté sur la face de reptation, ce qui, par suite de la forme même de l'animal, lui assure le maximum de protection. Cette disposition est même plus accentuée encore, car, tandis que, chez les Mollusques, la bouche est surélevée de quelques millimètres, de toute l'épaisseur du bourrelet pédieux qu'elle surplombe légèrement, chez le *Microdon*, elle s'ouvre à même à l'extrémité antérieure de la face plantaire. Mais cet inconvénient apparent est en partie compensé par une grande rétractilité de l'armature buccale, qui présente de chaque côté deux petits stylets chitineux, portés sur un mamelon conique, rétractile. Quand l'animal les fait saillir, les deux petits mamelons divergent fortement, et, grâce à leur taille, les deux stylets sont parfaitement visibles. Sur le plan médian on trouve une pièce impaire munie de petites dents simulant une radula.

L'orifice buccal mène dans un bulbe pharyngien dilaté et orienté vers la face ventrale, auquel fait suite un œsophage très étroit qui traverse le collier nerveux et aboutit à un gésier piriforme. A l'extrémité postérieure amincie de cet organe, une couronne de petits cæcums peu développés marque l'origine de l'intestin moyen qui, après plusieurs circonvolutions, aboutit à une portion élargie, horizontale, rectiligne. L'intestin postérieur, court et étroit, s'en détache à angle droit et gagne perpendiculairement la face ventrale où il se termine par un anus peu visible (pl. XI, fig. 4).

J'ai cru voir un nouveau point de convergence dans le report des orifices trachéens en un point déterminé du bouclier dorsal. Ces orifices sont, en effet, groupés sur un petit organe spécial, brunâtre, le tubercule stigmatifère, visible sur la ligne médiane, dans le quart postérieur de la région dorsale (pl. XI, fig. 4, *t*). Je n'ai pu m'empêcher d'établir un rapprochement entre cette situation et la

place identique qu'occupe la rosette branchiale chez les Doridiens.

Rassemblés dans ce tubercule stigmatifère, seul organe saillant à la surface des téguments de la larve du *Microdon*, les orifices des trachées semblent, à premier examen, très exposés. Il n'en est rien, car leur protection est assurée par un ensemble de dispositions anatomiques que je crois devoir décrire ici rapidement. On remarquera de grandes analogies avec le dispositif observé par Pantel chez la larve de *Thrixion Halidayanum*[1].

A première vue, le tubercule stigmatifère apparaît comme un petit mamelon violacé, non rétractile, délimité à sa base par un sillon profond, et tronqué à son extrémité. Sur celle-ci on distingue deux petits mamelons secondaires, couronnés chacun par une petite plate-forme circulaire et séparés l'un de l'autre, sur le plan médian, par une dépression accentuée (pl. XI, fig. 7, 8, *d*). Cette plate-forme porte, groupées en une rosette incomplète, sept petites plaques ovales, et chacune de ces plaques porte, à son tour, groupés de même, plusieurs, souvent sept, petits orifices ovales. L'ensemble rappelle le groupement des individus autour de l'orifice cloacal dans une colonie de *Botryllus*. Enfin, sur les flancs de la dépression qui sépare les deux mamelons, et symétriquement disposés, on trouve, de chaque côté, un orifice circulaire plus grand et bien visible à la loupe. C'est par tous ces orifices que le système trachéen de la larve communique avec l'extérieur.

A ce tubercule aboutissent en effet deux bouquets de trachées, embranchées à leur base sur un tronc commun très court. Dans chaque bouquet, on peut distinguer une trachée plus forte se dirigeant obliquement en avant vers le bulbe pharyngien. Comment ces trachées communiquent-elles avec l'extérieur ? A la base du tubercule stigmatifère, les deux gros troncs collecteurs se rapprochent un instant à se toucher, puis se séparent de nouveau pour gagner les

[1] J. Pantel, *le* Thrixion Halidayanum *Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires* (*la Cellule*, t. XV, 1898).

mamelons secondaires. Sur une coupe transversale (pl. XI, fig. 8) on voit se détacher de leur voûte de nombreux petits canalicules (*ca*) qui gagnent la face profonde de la cuticule, y pénètrent en se ramifiant, et, avant de déboucher sur les plaques signalées plus haut, se renflent en une petite vésicule ampulliforme. Enfin, de chacun de ces grands collecteurs trachéens part un canalicule bien isolé, plus large que les précédents, muni comme eux d'une vésicule, et qui va se terminer à l'un des grands orifices (*go*).

Ainsi constitué, le tubercule stigmatifère de la larve du *Microdon* représente un crible d'une grande finesse, qui, tout en réalisant au total une voie de communication très large, réduit au minimum les chances de pénétration des corps étrangers, grâce à la ténuité de ces orifices multiples. C'est là une première condition de sécurité assurée ; quant à la solidité du tubercule stigmatifère, on verra plus loin qu'elle est assurée par la forme spéciale des saillies chitineuses qui couvrent cet organe.

La convergence eût été plus frappante encore si l'orifice anal de la larve, comme c'est du reste le cas normal chez les autres larves, moins profondément déformées de ce groupe, fût demeuré au voisinage des orifices trachéens, et par suite, au cas particulier, dans la région dorsale. On sait, en effet, que chez les *Doris*, l'anus débouche au centre de la rosette branchiale. J'ai cru un instant qu'il en était ainsi, m'appuyant à tort sur les données fournies par les larves voisines, et m'autorisant de la difficulté que j'éprouvais à trouver l'orifice anal. Mais, tout au contraire, les coupes m'ont montré que, chez la larve du *Microdon mutabilis,* l'anus, fait sur lequel je crois devoir appeler l'attention, est non seulement très éloigné des orifices trachéens, mais encore s'ouvre sur la face plantaire dans le plan médian. Une verticale s'élevant de ce point ventral perfore les téguments dorsaux un peu en avant du tubercule stigmatifère. Il est toujours curieux, quand on étudie la convergence de deux types, de la voir brusquement interrompue, et souvent par des influences biologiques, incapables à première vue, de contre-ba-

lancer celles qui militeraient en faveur de la continuation de la convergence. Pour motiver cette disposition spéciale de l'anus sur la face ventrale de la larve, je ne vois à invoquer que : 1° la nécessité d'assurer la sécurité à cet orifice par un procédé différent de celui auquel les orifices trachéens doivent la leur : chez les *Doris*, l'anus et la rosette branchiale sont rétractiles au fond d'une crypte dorsale ; 2° une raison mécanique qui, à l'inverse de celle qui justifiait l'émission des excreta sur la région dorsale, dans un milieu aqueux, réclame leur expulsion sur la face ventrale chez des larves terrestres, pour éviter la souillure des alvéoles du bouclier dorsal.

II

FORMATIONS CHITINEUSES.

Les poils, ou plutôt les formations bizarres nées de l'épaisse couche de chitine qui recouvre le corps de la larve du *Microdon mutabilis*, présentent des aspects très divers et très compliqués. C'est cette complication extrême qui en fait le principal intérêt, en les plaçant certainement parmi les productions les plus curieuses de la chitine. Elles ont sans doute pour rôle d'empêcher que le corps de l'animal ne soit recouvert de particules étrangères, et de les retenir en certains points déterminés ; mais pour atteindre ce but la complication de certaines de leurs formes n'était pas absolument nécessaire. Il est donc probable que, dans ce cas, comme dans bien d'autres similaires (colorations compliquées, formes étranges), il faut renoncer à chercher à toute force une raison finale, et se résigner à ne voir, dans la complication inusitée de ces poils, que le résultat d'une sorte d'exubérance formative, d'un élan de vitesse acquise, dépassant les limites des formes strictement nécessaires à l'animal, sans du reste lui nuire. Ces cas sont peut-être plus fréquents qu'on ne l'admet encore dans la nature.

Je crois intéressant de décrire les principaux types de ces formations chitineuses : le plus curieux se trouve sur les mailles dorsales.

Quand on regarde attentivement la face dorsale d'une larve de *Microdon* (pl. XI, fig. 2), elle apparaît recouverte par un étroit réseau à mailles brunes, polygonales, limitant entre elles de petits champs d'un blanc irisé. Les téguments de l'animal ne sont donc pas uniformément bruns comme les représente Poujade[1], mais bien blanchâtres avec des dessins bruns. Ce réseau n'est pas partout continu, il s'interrompt à quelque distance de la périphérie, et suivant deux bandes longitudinales. Les mailles forment ainsi trois champs : un médian, très étroit, portant le tubercule stigmatifère, et deux latéraux, plus larges. De dimensions variables, de forme souvent pentagonale, elles sont disposées sans ordre dans les champs latéraux, mais assez régulièrement au pourtour du tubercule stigmatifère, et dessinent souvent une mosaïque régulière dans le champ médian. A une maille impaire médiane succèdent une paire de petites mailles, une paire de mailles plus grandes, puis de nouveau une maille impaire, et de chaque côté de ce dessin médian s'allonge une file de mailles à peu près régulières.

Ces mailles sont formées non par de simples poils, mais par de petits bouquets plus ou moins régulièrement alignés et offrant une disposition compliquée. Sur un plateau circulaire se dresse une couronne de champignons, que domine un beau poil. Le plateau formant la base de ce système est séparé par un sillon de la surface plane de la cuticule. Il est limité lui-même par un petit rebord, formé par une épicuticule brunâtre, peu épaisse, qui recouvre tout le système et constitue presque seule la masse des petits champignons. Ceux-ci, au nombre d'une vingtaine, en moyenne, par couronne, souvent aussi moins nombreux, présentent un pédoncule de hauteur variable, un peu étranglé en son milieu et surmonté par un petit chapeau aplati. Ce chapeau a généralement ses bords relevés, tantôt sur un point, tantôt sur l'autre, quelquefois sur tout son pourtour, il paraît alors creusé en son milieu (pl. XI, fig. 3).

[1] Poujade, *Métamorphoses d'un Diptère de la famille des Syrphides*, Microdon mutabilis *L.* (*Annales Soc. entom. France*, sér. 6, t. III, 1883, p. 22).

Au centre de cette couronne se dresse un grand poil ramifié, constitué par un fût court et massif, de l'extrémité duquel partent, en divergeant, de deux à quatre longs prolongements. Ceux-ci sont creux, épais à la base, effilés à la pointe et gracieusement incurvés. Ils simulent ainsi une sorte de plumet dominant la couronne des champignons. Les extrémités de ces poils s'enchevêtrent souvent avec celles des systèmes voisins, et forment ainsi un réseau qui retient les corps étrangers : débris de végétaux, sable, etc., et les empêche de recouvrir les champs blanchâtres étendus entre les mailles. La présence de ces débris, en donnant à la larve une couleur grisâtre indécise, contribue peut-être à la dissimuler à la surface du substratum.

Dans l'étendue des champs blanchâtres de la face dorsale, la surface des téguments est finement verruqueuse. Cet aspect est dû à de nombreuses petites saillies mousses, régulières, bien visibles sur les coupes, et qui, vues de face, sont limitées par des contours polygonaux. Sur des fragments traités par la potasse, la masse de la cuticule paraît perforée par une multitude de petits canalicules capillaires, perpendiculaires à sa surface.

Le système des mailles polygonales du bouclier dorsal s'arrête à quelque distance de la périphérie, créant ainsi une zone étroite dépourvue de saillies, en dehors de laquelle on retrouve d'autres prolongements chitineux (pl. XI, fig. 1, *z*).

Ce sont d'abord de petites saillies coniques, très courtes, groupées au nombre de quatre ou cinq sur une embase commune, ou disposées sur un rang, comme les dents d'un peigne. Ces formations recouvrent, à la manière des tuiles d'un toit, la base des soies qui forment l'arête du biseau marginal signalé plus haut. Ces soies marginales disposées en couronne au pourtour du corps, qui leur doit son aspect villeux, sont les unes simples, plus vigoureuses, brunâtres, les autres bifides, presque incolores. Réparties dans deux étages différents, elles alternent régulièrement; les soies simples, plus élevées, recouvrent le créneau demeuré libre entre deux soies

bifides contiguës (pl. XI, fig. 1, *ss*, *sb*). Aplaties, effilées à leur extrémité, et bifides seulement dans leur moitié externe, ces dernières rappellent assez la queue fourchue de l'Hirondelle. Ainsi disposées, elles jouent sans doute un rôle protecteur, en arrêtant au pourtour de l'animal les corps étrangers, que l'on retrouve, du reste, en abondance au milieu d'elles, ainsi que sur les petits peignes qui les recouvrent. Elles naissent au fond d'un repli de l'épiderme. Sur des coupes, ce repli forme, du côté de la cavité générale, un bourrelet saillant (pl. XI, fig. 4, *bo*). Les deux petites plaques brunes, signalées plus haut au voisinage de l'orifice buccal, sont formées par la soudure de plusieurs de ces petites soies.

J'ai observé encore de petites formations spéciales à cette couronne de soies marginales. De distance en distance, une soie bifide manque, et les deux soies simples contiguës, prenant un développement considérable, s'allongeant beaucoup, forment une sorte de fourchette protectrice à deux dents (pl. XI, fig. 1, *gsp*). A leur base et à demi caché entre elles, on trouve un bouquet de quatre petites soies filiformes, incolores, très délicates, dont deux plus développées égalant la longueur des soies protectrices, et deux autres, plus courtes, ne dépassant pas les soies normales. Ces formations, au nombre d'une vingtaine environ, sont réparties assez régulièrement de chaque côté du corps et séparées par des séries d'une trentaine de soies normales. Au voisinage de l'orifice buccal, elles sont beaucoup plus rapprochées. Quant à leur rôle spécial, étant données leur répartition, leur saillie, la façon dont elles sont protégées, je croirais volontiers que ce sont là des organes des sens, peut-être bien des groupes de poils tactiles.

Les saillies chitineuses qui couvrent le tubercule stigmatifère revêtent, à leur tour, une nouvelle forme. Ce sont de gros champignons massifs, très rapprochés les uns des autres, d'où la tendance à la formation d'une carapace mamelonnée et la solidité extrême du tubercule. Le chapeau, de forme convexe, coiffe un épais pédoncule étranglé en son milieu. Son bord circulaire est souvent déchiqueté,

et se prolonge en saillies quelque peu comparables aux baleines d'un parapluie. De la face inférieure du chapeau se détachent des lamelles verticales, très irrégulières, qui vont se perdre sur le pédoncule vers le milieu de sa hauteur. Ces saillies chitineuses sont souvent si rapprochées, qu'on peut observer la concrescence entre les bords de plusieurs chapeaux voisins. C'est sans doute à la constance de ce fait, en des points déterminés, qu'est due la production des plaques signalées sur le tubercule stigmatifère, et l'existence des vésicules ampulliformes sur le trajet des canalicules. Ceux-ci débouchant à la surface entre les bases des saillies chitineuses serrées en massifs compacts, les dilatations ampulliformes correspondent aux étranglements de plusieurs pédoncules voisins, et les orifices externes à des vides persistant entre les bords de leurs chapeaux (pl. XI, fig. 8, *ch*, *da*).

Je dois signaler encore, parmi les productions chitineuses de la larve du *Microdon mutabilis*, de petits organes spéciaux situés sur la face ventrale. Ils ont déjà été décrits, il est vrai, d'une façon assez complète par Bertkau[1], qui les considère, avec raison, je crois, comme des organes des sens, mais cet auteur ne les figurant pas, je me crois autorisé à revenir sur leur description. Ces formations spéciales sont disséminées, sans ordre apparent, au milieu des soies de la face ventrale, mais semblent un peu plus nombreuses vers l'extrémité antérieure (pl. XI, fig. 5).

Du centre d'un petit mamelon dépourvu de soies, et formant la base de l'organe, s'élève, sans dépasser du reste le niveau des soies ordinaires, une petite tige courte, épaisse, et renflée en son milieu. Son extrémité libre porte en son centre quatre petites languettes pétaloïdes, disposées en croix autour d'un petit orifice. Bien que sessile en apparence, chaque languette se prolonge par un onglet. La concrescence des quatre onglets détermine un petit cæcum qui s'enfonce dans l'organe. Tantôt dressées, tantôt aplaties en une

[1] Bertkau, *Uber die Larven von Microdon* (*Sitzgbr. Niederrhein. Ges. Nat. u. Heilkunde*, 46 Jahrg., 1889, p. 59).

rosette, ces quatre languettes et leurs onglets rappellent un peu une fleur de Lilas. Le centre de l'organe est creusé d'une cavité sphérique à parois distinctes, dont l'équateur correspond à peu près à la région dilatée de la tige. Le tube aveugle, déjà signalé, vient buter contre le pôle inférieur, tandis qu'au pôle opposé (supérieur), les parois s'étirent en un long pédoncule, qui traverse toute l'épaisseur des téguments. A l'intérieur de cette cavité, on distingue une petite tige cylindrique qui la traverse de part en part. Son extrémité inférieure, légèrement renflée, s'arrête contre la paroi de la sphère, exactement au-dessous du cæcum du tube pétaloïde; à son pôle supérieur, elle se prolonge suivant l'axe du pédoncule, pour aboutir à un groupe de cellules situées dans l'épiderme, à la base de l'organe, au niveau du mamelon.

Sans être fixé encore sur son fonctionnement, je ne verrais rien d'étonnant à ce que ce fût là un organe du tact.

III

INSERTIONS MUSCULAIRES.

Les rapports des muscles avec d'autres éléments, et, dans un sens plus restreint, les rapports des fibres musculaires avec les éléments épithéliaux ne sont pas encore bien établis. Cette question présente chez les Arthropodes un intérêt tout spécial, en raison de la nature cuticulaire de leur squelette fourni par l'épiderme. En l'absence d'un squelette interne, leurs muscles s'insèrent sur un squelette externe, et celui-ci, par sa non-extensibilité, nécessitant une succession de mues, la question se complique encore. Il y a donc un double intérêt à étudier comment les muscles s'insèrent dans ce groupe.

Or, dès le premier examen de mes coupes, trois éléments importants m'ont paru de nature à favoriser cette étude chez la larve du *Microdon :* 1° l'épaisseur considérable de la cuticule et sa transparence permettent de suivre les modifications qui se produisent dans sa masse; 2° les muscles peu nombreux, bien isolés, s'insèrent en des points déterminés et quelques-uns perpendiculairement à la

surface des téguments; 3° enfin, les cellules épidermiques, sur lesquelles repose la cuticule, sont elles-mêmes bien différenciées sur leur face profonde en rapport avec de grosses cellules adipeuses. J'ai donc profité de ces avantages pour étudier aussi les insertions musculaires chez ma larve, et signaler les points susceptibles d'apporter un nouvel élément à la solution de la question.

A en juger par la diversité des faits observés par les auteurs chez les Arthropodes, il semble que ces rapports des muscles avec les téguments soient très variables, et souvent même diffèrent sensiblement dans les limites d'un même groupe. Des observations multiples seront donc nécessaires pour chaque groupe, leur juxtaposition permettra seule l'explication de faits en apparence contradictoires.

Sans faire une bibliographie complète hors de proportion avec mon étude, je me contenterai de rappeler les opinions les plus précises, qui, du reste, ont été résumées en partie dans le travail de Nicolas[1], et tout récemment encore dans la thèse de Duboscq[2]. Il ne faut pas perdre de vue qu'elles portent sur l'ensemble des Arthropodes. Ces opinions semblent pouvoir être réduites à deux principales, susceptibles de subdivisions à leur tour. L'insertion des muscles est ou épidermique, ou directement cuticulaire, et, dans les deux cas, on peut parler de continuité ou de contiguïté des éléments, ce qui fait plusieurs modes d'insertion entre lesquels on trouvera encore des termes de passage.

Dans le cas d'insertion épidermique avec continuité, les dernières fibrilles musculaires se continuent directement avec le cytoplasme des cellules formatives de la cuticule, qui prennent un aspect plus ou moins fibrillaire, Bertkau[3], Leydig[4]. C'est ce mode que Duboscq

[1] Nicolas, *Sur les rapports des muscles et des éléments épithéliaux dans le pharynx du Péripate* (Peripatus capensis) [*Revue biol. Nord France*, t. II, 1890, p. 90].

[2] Duboscq, *Recherches sur les Chilopodes* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3e sér., t. VI, 1898).

[3] Bertkau, *Uber den Verdauungsapparat der Spinnen* (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. XXVI, 1885).

[4] Leydig, *Zelle und Gewebe*, Bonn, 1885.

a trouvé réalisé dans toute sa perfection chez les Chilopodes, où les cellules épithéliales continuent directement les muscles et sont fibrillaires dans toute leur hauteur, jusqu'au contact de la cuticule. Toutefois, cet aspect ne se prolonge pas au delà, et la cuticule en face de ces cellules conserve ses caractères normaux.

Dans le cas d'insertion épidermique avec simple contiguïté, les fibrilles musculaires se mettraient en rapport étroit avec les cellules épidermiques, pénétrant dans leurs dépressions, se moulant à leur surface, mais sans qu'il y ait continuité effective de cytoplasme. C'est le cas décrit par Nicolas pour les insertions musculaires du pharynx du *Peripatus*.

S'agit-il maintenant, avec d'autres auteurs, d'insertion cuticulaire directe, sans passer par l'intermédiaire des cellules épidermiques ; les dernières fibres musculaires passant entre les cellules épidermiques peuvent, ou se terminer directement sur la face profonde de la cuticule, au moyen d'une couche spécialement modifiée, fonctionnant physiologiquement comme tendon (Pantel, *loc. cit.*, p. 98), ou enfin se prolonger dans la masse de cette cuticule, sous forme de stries délicates qui en paraissent la continuation directe.

C'est ce dernier mode d'insertion que j'ai observé nettement chez la larve du *Microdon*. Il n'est, dans le fond, que l'exagération, le perfectionnement du procédé d'insertion cuticulaire observé par Pantel dans son grand travail sur la larve du *Thrixion Halidayanum*. Bien que cet auteur ne le signale qu'incidemment, et seulement à propos d'insertions musculaires pharyngiennes, je rappelle de préférence son opinion, parce que : 1° nos deux larves sont relativement voisines dans la classification ; 2° on observe chez toutes deux le même fait important : la persistance et l'adhérence des fibres musculaires à la cuticule, alors qu'un décollement s'est produit entre cette cuticule et les cellules épidermiques voisines.

C'est précisément sur cette adhérence très étroite, cette continuité des extrémités musculaires avec la cuticule, que je voudrais appeler l'attention, car il semble qu'elle n'ait pas encore été bien observée.

Les auteurs figurent toujours les fibres musculaires ou les cellules épidermiques à structure fibrillaire, nettement arrêtées à la face profonde de la cuticule. A ce niveau, ils représentent la cuticule avec ses caractères ordinaires sans aucune modification ; pour ma part, au contraire, j'ai remarqué qu'elle change d'aspect. Mais je dois répéter que je ne prétends pas généraliser; chez la larve du *Microdon*, les faits se passent comme je vais le décrire ; chez une autre espèce, il pourra en être un peu autrement.

En allant de la périphérie vers l'intérieur, on rencontre successivement une épaisse couche de cuticule, un épiderme simple, des fibres musculaires, enfin l'épais matelas des cellules adipeuses répandues dans tout le corps. La cuticule est partout très développée, surtout sur la face dorsale où elle est d'un tiers environ plus épaisse, et présente trois couches distinctes. Une couche externe très mince, brunâtre, formant le revêtement de tous les accidents de la surface, une moyenne plus épaisse, réfringente, se colorant vivement par les réactifs, enfin une interne plus épaisse que la moyenne, se moulant sur elle, se colorant faiblement par les réactifs et souvent d'une façon différente. C'est là, on le voit, une disposition en trois couches, analogue à celle si bien décrite par Duboscq dans la chitine des Chilopodes (*loc. cit.*, p. 13) ; mais n'ayant pas étudié la question à fond, je ne puis me permettre une comparaison. Cette distinction de la cuticule en couches n'est pas aussi visible sur la face ventrale que sur la face dorsale. Sur les coupes, cette cuticule se clive parallèlement à la surface en lames et lamelles secondaires, plus ou moins régulières. Dans certains cas, on observe, à des intervalles réguliers, des fentes étroites, perpendiculaires à la direction de ces lames. Je ne crois pas à de simples accidents, mais plutôt à des traces des territoires formés aux dépens des cellules épidermiques.

La cuticule repose directement sur une couche bien délimitée de belles cellules épidermiques ; toutefois, il est fréquent, à la suite de décollements, de voir de grandes lacunes entre ces deux couches. Mais, fait important, ces lacunes sont toujours interrompues au ni-

veau des insertions des fibres musculaires ; en ces points, on voit l'épiderme se rapprocher de la cuticule. Les cellules épidermiques sont volumineuses, le plus souvent aplaties, parfois aussi polyédriques. Leurs contours sont bien délimités, sans dépressions ni empreintes pouvant faire penser qu'elles donnent insertion à des éléments musculaires. Leur cytoplasme, assez homogène, ne présente pas de stries, pas plus à la base de la cellule qu'à la périphérie accolée à la cuticule. Elles ne sont pas toujours exactement contiguës par leurs faces latérales ; au contraire, elles laissent souvent entre elles de vrais vides au niveau des insertions musculaires. Le noyau volumineux ne présente ni situation, ni caractères spéciaux.

Voyons maintenant quels rapports les muscles contractent avec la cuticule et cet épiderme. J'ai indiqué plus haut la disposition régulière des muscles moteurs chez la larve du *Microdon*, j'ai signalé l'existence de sortes de carrefours où se croisent des muscles longitudinaux et d'autres verticaux, qui, de la face dorsale, plongent vers la face ventrale (pl. XI, fig. 9). Partant d'un de ces carrefours, suivons le trajet d'une de ces fibres musculaires (pl. XI, fig. 6). Le petit faisceau se dirige perpendiculairement, sans se ramifier, vers la face profonde des téguments, passe d'abord entre quelques cellules adipeuses, puis se rétrécit légèrement en fuseau et atteint enfin la couche des cellules épidermiques (*cé*). Mais au lieu d'aborder ces éléments par leur base, de façon à s'étaler à leur surface, il gagne leurs faces latérales et s'engage en s'amincissant entre deux cellules contiguës, comme dans une filière. On suit facilement son trajet entre les deux faces parallèles, puis, au niveau de la surface externe des deux cellules, on voit la lamelle musculaire aborder la face profonde de la cuticule et s'y continuer (pl. XI, fig. 6, *mé*). Sur les coupes, on voit très nettement les deux lignes qui, à l'instant, limitaient le muscle, se prolonger sans interruption dans la masse de la cuticule.

Peu après avoir pénétré dans la cuticule, le faisceau, rétréci au point d'entrée, s'élargit à nouveau et forme une sorte de cône (*m,pr*) strié longitudinalement, que l'on peut suivre dans toute l'épaisseur

et qui vient se terminer sous la surface libre. Celle-ci présente souvent en ce point une dépression assez sensible signalée plus haut (pl. XI, fig. 6, *dé*). Tantôt la striation est très nette, tantôt on ne voit que les limites externes du cône, selon l'état des lamelles qu'il traverse. Par endroits, ce double système de stries perpendiculaires forme un dessin quadrillé. J'ai cherché en vain des connexions latérales de ces fibres musculaires avec les cellules épidermiques, au moment où elles passent entre deux cellules voisines. Si j'ai choisi, pour les représenter, des cellules épidermiques plus hautes qu'elles ne le sont normalement, c'est que, précisément, en raison même de leur forme, elles permettent de mieux constater l'absence de toute connexion, étant donné la longueur du trajet de la fibre musculaire entre leurs faces. Tout contribue donc à prouver que les fibres musculaires se continuent bien réellement avec la cuticule dans laquelle elles se perdent.

Quant à la nature de cette continuité si prononcée, en apparence du moins, je ne puis encore l'expliquer. Les fibres musculaires prolongent-elles certaines portions de leurs éléments dans la masse organisée de la cuticule, ou cette cuticule s'organise-t-elle d'une façon admirablement concordante dans l'axe même de ces fibres. C'est ce que je ne saurais dire. Je reconnais que c'est chose malaisée d'expliquer cette continuité des fibres musculaires avec la cuticule, et d'admettre simultanément que cette cuticule soit formée tout entière par les cellules épidermiques. A ce point de vue, les faits observés par Duboscq, chez les Chilopodes, s'interprètent d'une façon bien plus satisfaisante. Aussi dois-je répéter que je me suis borné à signaler ce cas, sans vouloir généraliser et sans pouvoir encore bien me l'expliquer.

Pour ce qui est de la question mécanique, les extrémités musculaires s'épanouissant en pinceau, se mettent ainsi en rapport avec le plus de points possible de la cuticule, ce qui représente le rendement maximum au point de vue de la solidité, de la fixation et de la coordination des effets des contractions musculaires. Or, il ne faut

pas oublier qu'il s'agit ici précisément d'une surface de reptation, nécessitant une régularité et une simultanéité parfaites des mouvements.

Conclusions. — Il résulte de ces quelques notes que :

1° La convergence de la larve d'un Diptère *Microdon mutabilis* L. avec certains Gastéropodes est tout apparente et limitée à l'extérieur seulement.

2° La couche de chitine qui protège le corps des Arthropodes peut, dans certains cas, présenter à sa surface des formations spéciales, d'une variété et d'une complication extrêmes.

3° L'étude d'un point de détail histologique me permet de dire que, chez un type tout au moins d'Arthropode, chez une larve de Diptère, les fibres musculaires n'entrent pas en rapport avec les cellules épidermiques, mais sont en continuité intime avec la cuticule.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XI.

Fig. 1. Portion de la couronne des soies marginales × 95. *s.s*, soie simple ; *s.b*, soie bifide ; *g.sp*, grande soie protectrice ; *s.t*, soie tactile ; *p*, formation pectinée ; *z*, zone nue ; *ma*, début des mailles dorsales.

2. Larve de *Microdon mutabilis* L. vue par sa face dorsale × 3. *é.o*, échancrure orale ; *s*, couronne des soies marginales ; *ch.l*, *ch.l'*, champs latéraux ; *ch.m*, champ médian avec le tubercule stigmatifère *t*; *z*, zone nue.

3. Deux systèmes de poils composés (mailles dorsales) × 310. *c*, couche externe de la cuticule ; *c'*, couche moyenne ; *c''*, une portion de la couche interne ; *sil*, sillon circulaire limitant le système ; *r*, rebord du plateau ; *ch*, un des petits champignons de la couronne ; *p.b*, poil bifide central.

4. Coupe sagittale schématique d'une larve de *Microdon mutabilis* L × 10. *o.b*, orifice buccal ; *b.p*, bulbe pharyngien ; *œ*, œsophage ; *g*, gésier ; *g.s*, glandes salivaires ; *cœ*, cæcums ; *i.m*, intestin moyen ; *i.t*, intestin terminal ; *an*, anus ; *t.M*, tubes de Malpighi ; *ne*, système nerveux ; *té*, téguments ; *bo*, bourrelet ; *ma*, mailles dorsales ; *t*, tubercule stigmatifère ; *tr*, trachées ; *n*, entre-croisement des muscles longitudinaux *m.l*, et verticaux *m.v*; *ri*, série de rides des téguments au niveau des insertions musculaires (voir fig. 9).

5. Coupe sagittale d'un organe sensitif de la face ventrale de la larve × 310. *s.v*, soies ventrales ; *la*, languette pétaloïde ; *cœ*, cæcum ; *c.s*, cavité sphérique ; *ti*, tigelle qui la traverse ; *pé*, pédoncule qui part de son pôle supérieur et aboutit au groupe de cellules *c.n* ; *c*, cuticule.

Fig. 6. Coupe des téguments de la face ventrale de la larve × 310. *s.v*, soies ventrales en partie cassées ; *c*, cuticule ; *la*, son clivage en lamelles ; *cé*, cellule épithéliale ; *m*, fibre musculaire ; *m.é*, étranglement de cette fibre entre deux cellules épithéliales ; *m.pr*, son prolongement dans la cuticule ; *dé*, dépression.

7. Tubercule stigmatifère vu de face × 310. *ma*, mailles dorsales ; *d*, dépression médiane ; *p.o.p*, plaque ovale perforée ; *g.o*, grand orifice.

8. Coupe transversale demi-schématique du tubercule stigmatifère × 40. *ca*, canalicules ramifiés avec leur dilatation ampulliforme *d.a* ; *g.ca*, grand canal et son orifice *g.o* ; *d*, dépression ; *tr*, trachée collectrice ; *c*, cuticule et ses formations en champignons *ch*.

9. Vue d'ensemble d'un groupe d'insertions musculaires × 60. *dé*, dépression de la cuticule ; *ri*, ride déterminée par deux insertions voisines ; *m*, fibre musculaire s'insérant directement sur la cuticule ; *m.l*, muscles longitudinaux ; *m.v*, muscles verticaux ; *a*, cellules adipeuses ; *p.sv*, pinceau de soies ventrales.

ÉTUDES SUR LA MÉROGONIE

PAR

YVES DELAGE

Professeur à la Faculté des sciences de Paris.

I

LA MÉROGONIE ET SES DEGRÉS DIVERS.

Dans mes expériences de l'année dernière [1], j'ai montré que si l'on sectionne un œuf d'Oursin en deux moitiés, l'une contenant le pronucléus femelle, l'autre dépourvue de noyau, et qu'on mette le tout en présence du sperme, les deux moitiés sont fécondées et donnent l'une et l'autre un embryon. Ces embryons sont semblables et ne paraissent différer en rien d'essentiel ni l'un de l'autre ni des embryons provenant des ovules intacts. J'ai tiré de ce fait un certain nombre de conclusions touchant la nature de l'acte fécondateur et le rôle du noyau dans ce processus.

La découverte d'un procédé d'investigation nouveau n'est point chose négligeable. Il peut y avoir dans son application un moyen de soumettre à l'étude diverses questions insondables par les procédés antérieurement connus. Il m'a donc semblé qu'il était de mon devoir de tirer de ce procédé tout ce que je pouvais. C'est à cela que j'ai travaillé pendant les deux mois que j'ai pu passer cette année au laboratoire de Roscoff.

On verra dans les pages suivantes le détail des résultats obtenus, mais je veux faire remarquer dès maintenant que la fécondation de

[1] *Embryons sans noyau maternel* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, séance du 10 octobre 1898).

fragments d'ovules sans noyau n'est plus une curiosité biologique, une particularité limitée à un petit groupe d'êtres, peut-être même à un seul genre. J'ai pu l'obtenir chez d'autres animaux et il n'y a pas de doute qu'on ne puisse l'obtenir chez tous ceux où elle n'est pas empêchée par certaines conditions secondaires, contingentes, qui seront discutées plus loin. La fécondation de fragments de cytoplasma ovulaire anucléés et l'obtention de larves au moyen de ces fragments fécondés est donc un processus biologique général et nouveau qui mérite de recevoir un nom : je propose de le nommer *mérogonie* et d'appeler *larves mérogoniques* celles qui proviennent de la *fécondation mérogonique*. Il y a même lieu d'étendre et de préciser ces dénominations en appelant *hémigoniques* les larves provenant d'un demi-œuf sans noyau, car, ainsi qu'on le verra plus loin, j'ai obtenu des *larves tritogoniques*, *tétartogoniques*, etc., c'est-à-dire provenant d'un tiers d'œuf ou d'un quart d'œuf, etc., jusqu'à un trente-sixième d'œuf. De même, on pourra, dans les mêmes conditions, parler de *fécondation hémigonique*, *tritogonique*, *tétartogonique*, en réservant l'expression *mérogonique* pour le cas où l'on ne voudra pas tenir compte du nombre des fragments fécondés.

Cela dit, j'aborde l'exposé de mes expériences.

II

EXTENSION DE LA MÉROGONIE.

J'ai pu obtenir des larves mérogoniques chez les Échinodermes, les Mollusques et les Vers, ou du moins un Mollusque et un Ver, car l'extension, certaine d'ailleurs, à d'autres formes est l'affaire de recherches ultérieures.

a) *Échinodermes.* — Il n'y a pas lieu de s'étendre ici sur ce sujet. J'ai montré l'année dernière l'existence de la fécondation mérogonique chez le *Strongylocentrotus lividus*. Cette année, j'ai confirmé ce résultat par de nouvelles expériences plus poussées, et je l'ai étendu à un autre Oursin qui se prête encore mieux aux expériences. Cet Oursin, que je n'ai pas encore déterminé complètement, est fort

différent du *Strongylocentrotus*, car c'est un petit Échinidé *oligopore* vivant par 20 et 30 mètres de profondeur, sur les fonds à Algues calcaires que l'on drague pour l'amendement des terres sous le nom de *mœrl*, tandis que le *Strongylocentrotus* est un *polypore* et vit au niveau des basses mers dans les fonds de roche. Il appartient au genre *Echinus*.

Son œuf mesure 130 μ de diamètre, sans compter l'enveloppe hyaline de glaire qui mesure 160 μ. Je suis arrivé, chez ces animaux, à une telle sûreté opératoire que, dans une expérience, sur 7 morceaux coupés en deux, j'ai obtenu 13 segmentations ; donc, dans 6 morceaux, les deux fragments se sont segmentés et dans le septième un seul.

b) *Mollusques.* — C'est le Dentale, *Dentalium entale,* qui m'a fourni le meilleur sujet d'étude. Il m'a été conseillé par mon savant maître, M. de Lacaze-Duthiers, à qui j'adresse ici tous mes remerciements. Les œufs sont en effet fort gros. Ils mesurent 215 à 220 μ de diamètre, sans compter l'enveloppe de glaire hyaline dont le diamètre est de 255 μ environ. Ils se coupent très facilement et se réarrondissent d'une façon parfaite au point de ressembler exactement à un œuf intact, de diamètre un peu moindre [1].

Voici les résultats de l'expérience la mieux réussie. Je coupe et féconde 18 œufs et 18 témoins et le tout est placé dans autant de gouttes d'eau dans la chambre humide.

Je passe sur les stades intermédiaires et donne le résultat final :

Témoins.............. 18	Perdu..........................	1
	Non segmentés..................	8
	Segmentés......................	9
Œufs coupés......... 18	Aucun fragment segmenté........	7
	Un seul fragment segmenté.......	5
	Les deux fragments segmentés....	6

[1] Il faut remarquer en effet que les volumes de deux sphères étant entre eux comme les cubes de leurs diamètres, le diamètre du demi-œuf est à celui de l'œuf entier comme 1 est à $\sqrt[3]{2} = 1,2599$; or $\frac{1}{1,2599} = 0,793$. Le diamètre du demi-œuf est donc presque les 8/10 du diamètre de l'œuf entier.

On voit par là que la section n'a gêné en rien le développement, puisque le nombre des témoins non segmentés est supérieur à celui des œufs coupés non segmentés et que le nombre des segmentations obtenues avec les œufs coupés est sensiblement double (17 contre 9) de celui des segmentations fournies par les œufs intacts.

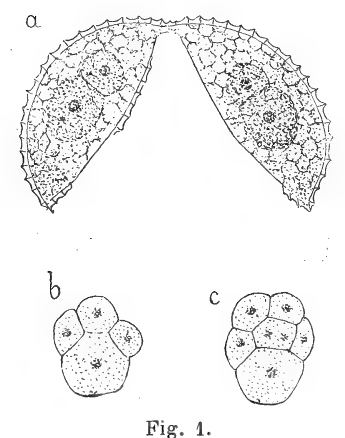


Fig. 1.
Lanice conchylega[1].
a, un œuf coupé en deux moitiés encore réunies par un petit point de la coque, tandis que les parties vivantes, complètement séparées par la section, se sont rétractées et ont commencé à se segmenter (3 heures après la segmentation).
b, *c*, stades ultérieurs de la segmentation des mêmes morceaux [la coque non figurée] (4 heures après la fécondation).

Vers. — C'est chez un Annélide polychète, *Lanice conchylega*, que j'ai réussi à couper les œufs et à les féconder. A l'inverse de ce qui a lieu pour le Dentale, l'opération est ici très difficile à réussir, non que les œufs soient fort petits — ils sont assez gros, au contraire, bien plus gros que les œufs d'Oursin, et mesurent 145 μ, sans compter la coque, dont le diamètre est de 175 μ[2] — mais ils sont extrêmement friables et, quand on les comprime, ils se crèvent, laissant leur contenu se dissocier dans l'eau. Je suis parvenu cependant à les couper, en coupant en même temps la coque. Mais les moitiés ne se réarrondissent pas par une rétraction élastique immédiate ou rapide comme chez l'Oursin ; chaque moitié se présente sous la forme d'un fuseau aplati d'un côté, résultant d'un hémisphère dont

[1] Je dois avertir que les figures de ce mémoire ne sont pas faites à la chambre claire, mais d'après des croquis rapides pris pendant le court temps que l'on peut soumettre l'objet à l'observation, sans que la concentration, due à l'évaporation de leur goutte d'eau, leur devienne nuisible.

[2] Cette coque remarquable est formée d'une enveloppe continue, sphérique, attenant à l'œuf, sur laquelle se dressent des lames radiaires formant de petits prismes hexagonaux creux juxtaposés. Les arêtes de ces prismes, communes chacune à trois d'entre eux, sont sensiblement plus épaisses et un peu plus saillantes que les lames

la face équatoriale a été comprimée par la section. Mais plus tard, le cytoplasme subit un retrait, se réarrondit partiellement et la segmentation se produit sur une masse de forme à peu près ovoïde, libre dans la demi-coque qui a conservé sa forme (fig. 1, *a*, *b*, *c*).

Voici les résultats de deux expériences faites à un jour d'intervalle :

Témoins 29	Non segmentés	21
	Segmentés	8
Œufs coupés 29	Aucun fragment segmenté	14
	Un seul fragment segmenté	11
	Les deux fragments segmentés ...	4

En somme, plus de succès avec les œufs coupés qu'avec les œufs intacts, puisqu'ils ont donné plus du double de segmentations, 19 contre 8 ; et si l'on veut ne compter que ceux où les deux fragments du même œuf ont été segmentés, on voit qu'il y en a moitié autant que de témoins.

On peut donc conclure que *la possibilité de la fécondation mérogonique est démontrée chez les Échinodermes, les Mollusques et les Vers.*

III

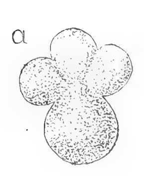
ÉVOLUTION MÉROGONIQUE.

Sous ce titre, nous étudierons deux questions : *a*) comment se fait la segmentation mérogonique par rapport à la segmentation des œufs intacts ; *b*) jusqu'à quel stade du développement peut se poursuivre l'évolution des larves mérogoniques?

a) Il est nécessaire ici de distinguer entre les trois sortes d'êtres où l'évolution mérogonique a été observée.

qui les réunissent et forment des pointements. Dans l'œuf non mûr et *déjà libre dans la cavité générale de l'Annélide,* on ne trouve point cette coque et l'œuf n'est entouré d'aucune couche folliculaire. La formation de cette coque ne saurait donc être attribuée à un follicule. Mais on constate qu'à ce moment les œufs sont entourés d'une auréole formée d'innombrables prolongements sarcodiques très fins et absolument semblables à de longs cils, mais immobiles. Ces prolongements sont très probablement l'organe formateur de la coque ; mais il y aurait à montrer comment ils arrivent à la former.

Oursin. — Chez l'Oursin, il n'y a aucune différence entre l'évolution mérogonique et l'évolution normale. Lorsque l'opération a été rigoureusement bien faite, c'est-à-dire lorsque les deux fragments bien égaux se sont réarrondis sans aucune perte de substance, la segmentation se fait exactement comme dans l'œuf normal. Il y a cependant une différence, résultant de la diminution de taille de l'embryon : c'est que la cavité de segmentation est moindre relativement à la taille totale de l'embryon; les éléments sont aussi moins nombreux et plus petits. Mais, plus tard, ces rapports se régularisent et il ne reste plus d'autre différence que diminution absolue de la taille de l'embryon et des cellules qui le constituent[1].



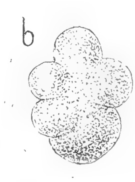


Fig. 2.
Dentalium entale.
Deux fragments hémigoniques jumeaux en voie de segmentation.
a, stade 4 d'emblée.
b, stade 5 d'emblée.

Dentale. — Il n'en est plus de même ici que chez l'Oursin. La segmentation n'est plus régulièrement progressive ; il semble que la division nucléaire marche plus vite que celle du cytoplasme et que celle-ci cherche à rattraper le temps perdu par des divisions simultanées. Ainsi on observe rarement un stade 2 ; le plus souvent, le stade 4 se prépare d'emblée par 4 bosselures qui, ensemble ou à peu près, s'individualisent en autant de blastomères (fig. 2, *a*). Parfois même c'est un stade 5 qui se dessine avant de se réaliser par des divisions simultanées (fig. 2, *b*). La forme est, en outre, parfois plus ou moins irrégulière. Mais, peu à peu, tout cela se régularise et les différences finissent par devenir insignifiantes ou nulles.

Lanice. — Ici, la division est plus régulière, mais on observe une dislocation de la correspondance entre la division des noyaux et celle du cytoplasme, celle-ci étant en retard sur celle-là. La division nucléaire est ici rendue très évidente par une particularité

[1] Pour les dimensions des éléments, voir la note 2 de la page 396.

curieuse. Avant la segmentation, on ne voit aucune trace du noyau ; l'œuf est opaque et rien n'est visible à son intérieur. Mais, dès que la segmentation commence, on voit apparaître un pigment brun rouge qui, sans doute disséminé auparavant dans la masse de l'œuf, se groupe autour des noyaux et les rend très évidents. En outre, le cytoplasme s'éclaircit à mesure que la segmentation progresse et les noyaux sont séparés de la surface par une épaisseur de moins en moins grande de substance. Cela permet de reconnaître que les divisions nucléaires sont parfois, surtout dans les gros blastomères, beaucoup plus avancées que celles du cytoplasme (fig. 3, *a, b*). Mais, ici encore, tout cela se régularise progressivement.

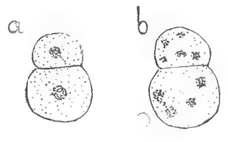


Fig. 3.

Lanice conchylega.

Segmentation d'un fragment hémigonique.

a, stade 2 normal.
b, le même, après multiplication des noyaux à l'intérieur du cytoplasme.

En résumé, *la section de l'œuf apporte souvent dans l'évolution mérogonique un trouble qui se manifeste par des anomalies plus ou moins accentuées dans la segmentation; mais, à mesure que le développement progresse, intervient une autorégulation évolutive sous l'influence de laquelle les différences deviennent nulles ou insignifiantes.*

b) Examinons maintenant jusqu'à quel stade de développement peut se poursuivre l'évolution mérogonique et plus particulièrement hémigonique.

Il convient encore ici de traiter séparément des trois sortes d'êtres.

Oursins. — Dans mes expériences de l'année dernière, je n'étais arrivé à obtenir que des masses cellulaires à cellules multiples, nombreuses même, mais de forme anormale et immobiles; c'étaient, en somme, des embryons déformés. Les expériences actuelles sont en grand progrès sur les anciennes sous ce rapport. J'ai obtenu un très grand nombre de fois des blastula parfaites, indiscernables, sauf en ce qui concerne la taille, de celles provenant d'œufs normaux ; et, très fréquemment, j'ai eu les deux blastula provenant de la sec-

tion d'un même œuf vivantes dans la même goutte d'eau. On les voit nager avec énergie, parcourant en tous sens, en tournant sur elles-mêmes, la grosse goutte d'eau qui leur sert de prison (fig. **11**, *d*,

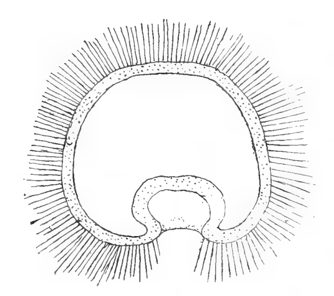


Fig. 4.
Echinus sp.
Larve hémigonique au stade blastula, commençant à s'invaginer (3e jour).

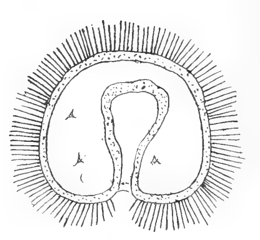


Fig. 5.
Echinus sp.
La larve précédente, plus avancée, ayant complété son invagination (4e jour).

à la page 395). Les blastula normales ne sont pas plus actives, leurs cellules ne sont ni plus transparentes ni plus turgides. En un mot, aucune différence autre que la taille n'existe entre les unes et les autres.

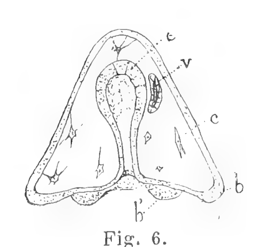


Fig. 6.
Echinus sp.
Pluteus hémigonique provenant de l'évolution de la blastula de la figure précédente (5e jour).
b, *b'*, rudiments des bras.
c, cellules mésenchymateuses.
e, estomac.
v, vésicule entérocœlienne.

Il faut vingt-quatre heures environ pour obtenir ce stade. Si les autres phases de l'évolution étaient aussi rapides, il n'y a guère de doute que les larves hémigoniques pourraient les parcourir; mais la difficulté est que les transformations sont de plus en plus lentes et qu'une longue vie est impossible pour une larve emprisonnée dans une goutte d'eau; et cela, aussi bien d'ailleurs pour les larves normales que pour celles provenant de la mérogonie. J'ai pu cependant, en usant de soins très attentifs, faire vivre ces larves jusqu'à six jours; j'ai vu l'invagination se faire (fig. 4) et devenir tout à fait complète (fig. 5); j'ai vu le cul-de-sac stomacal détacher à son sommet une vésicule entérocœlienne (fig. 6, *v*); j'ai vu la forme géné-

rale devenir tétrahédrique, avec même un pointement assez accentué des angles à la face buccale, représentant les bras du *Pluteus* (fig. 6). En somme, j'ai obtenu le *Pluteus* ne différant de l'état normal de ce stade que par l'extrême réduction des bras. Dans toutes les pontes intactes et normalement fécondées, on trouve des individus plus faibles dont les bras sont restés rudimentaires. Quant à dépasser la phase plutéenne et à obtenir de petits Oursins, c'est autre chose ; car on sait que, pour les larves normales, c'est déjà une difficulté presque insurmontable. Elles le feraient peut-être si on les jetait à la mer ; mais alors le résultat resterait ignoré.

Dentale. — Ici aussi, j'ai obtenu la phase larvaire typique correspondant aux figures 575, A et B, de l'ouvrage de Korschelt et Heider, et qui est, en somme, un *Veliger*. L'expérience relatée plus haut m'a fourni 15 de ces larves dont 10 provenant de 5 œufs coupés en deux. La figure ci-contre (fig. 7) donne une idée de leur forme. On y voit la partie céphalique, la partie inférieure représentant le corps et la partie moyenne en forme de ceinture saillante où l'on distingue les cellules avec leurs cils, qui battent l'eau énergiquement et entraînent la larve dans une natation rapide. Celles qui ne sont pas parfaites montrent des déformations diverses et, en particulier, des bosselures, des irrégularités, des lacunes surtout dans la partie postérieure de leur corps. Ici, la taille des larves et surtout leur coloration rouge permet de les élever dans des cristallisoirs où elles sont plus à l'aise que dans la goutte d'eau où a commencé leur existence. Malgré cela, je n'ai pu les élever au delà de ce stade ; mais il faut dire que les larves normales nées et

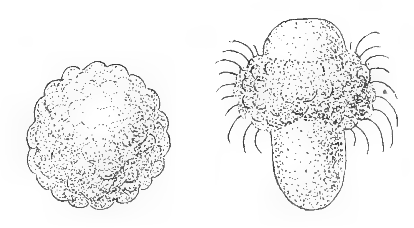


Fig. 7.

Dentalium entale.

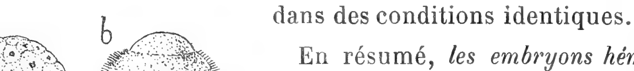
Embryon et larve hémigoniques.

A gauche, embryon à la fin de la segmentation (soir du premier jour).

A droite, le même devenu larve nageante au stade *veliger* (fin du deuxième jour).

élevées dans les mêmes conditions n'ont pas vécu plus longtemps.

Lanice. — Le cas est ici à peu près le même que pour le Dentale. J'ai obtenu la Trochophore typique (fig. 8), sauf l'absence du plumet qui surmonte le vertex; ici encore, la natation énergique était un indice certain de la vitalité de la larve ; mais, même en cristallisoir, je n'ai pu les élever au-delà, pas plus d'ailleurs que les témoins placés dans des conditions identiques.



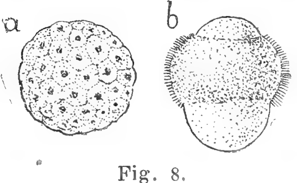


Fig. 8.

Embryon et larve hémigoniques.

a, embryon à la fin de la segmentation (soir du premier jour).
b, le même devenu larve au stade *trochophore* (soir du deuxième jour).

En résumé, *les embryons hémigoniques peuvent être élevés jusqu'à la phase larvaire typique de leur espèce* (Pluteus, Veliger, Trochophore). *Les larves ne franchissent point ce stade dans les conditions défavorables où on est obligé de les observer ; mais il en est de même pour les larves normales élevées dans les mêmes conditions, et rien n'autorise à dire qu'il manque aux larves mérogoniques quelque chose d'essentiel pour parcourir toutes les phases du développement jusqu'à l'animal parfait.*

V

LIMITES DE LA MÉROGONIE.

Si un œuf coupé en deux donne deux larves hémigoniques viables, pourquoi ne pourrait-il donner trois, quatre, dix larves et plus, si on le coupe en trois, quatre, dix morceaux ? Y a-t-il une limite à la mérogonie et quelle est cette limite ?

Dentale. — C'est le Dentale qui fournirait le meilleur matériel pour répondre à cette question. Malheureusement, lorsque j'ai songé à l'étudier sous ce rapport, la saison était trop avancée, les pontes étaient en médiocre état, les œufs témoins se segmentaient peu ou point. J'ai pu obtenir plusieurs fois la segmentation de deux fragments d'un œuf coupé en quatre, mais jamais trois ni, à plus forte raison, les quatre. Cela suffit cependant pour démontrer la possibilité d'une *fécondation tétartogonique* chez le Dentale.

Lanice. — Je n'ai pas réussi davantage chez *Lanice*, en partie pour la même raison, en partie à cause de la difficulté extrême qu'il y a à couper les œufs en plus de deux morceaux. Presque invariablement, le fragment que l'on cherche à couper, n'étant plus soutenu par une coque complète, se crève, au lieu de se laisser diviser.

Mais j'ai tourné la difficulté en coupant un œuf en deux parties très inégales.

Dans un cas, les deux morceaux mesuraient, après régularisation : le gros, 165 μ de long sur 105 μ de large ; le petit, 127 μ de long sur 60 μ de large. Si on les considère comme des ellipsoïdes de révolution, leurs volumes seront entre eux comme $\frac{127 \times 60^2}{165 \times 105^2} = \frac{1}{4}$, à moins de 1 centième près. Le petit morceau est donc 1/5 de l'œuf total, et l'embryon auquel il a donné naissance pourrait être appelé *pemptogonique*.

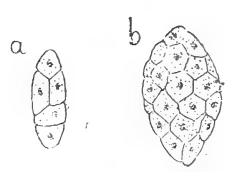


Fig. 9.

Lanice conchylega.

Les deux parties d'un même œuf très inégalement coupé, en voie de segmentation.

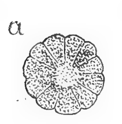
Un autre embryon, qui montrait au stade 4 une forme tout à fait régulière à peu près sphérique, mesurait 83 μ, tandis que son congénère, sphérique aussi et montrant douze ou treize cellules, mesurait 166 μ, c'est-à-dire précisément le double ; leurs volumes étaient donc entre eux comme $\frac{1}{2^3} = \frac{1}{8}$, et le petit embryon était *ennatogonique*. Ayant été obligé de faire une absence, je n'ai pu suivre ces embryons qui, à mon retour, étaient morts et disparus. Je reproduis ici les croquis de deux autres embryons qui n'ont pas été mesurés, mais dont les volumes devaient être à peu près comme 1 et 7 ou 8 (fig. 9).

Oursins. — C'est chez l'Oursin que j'ai le mieux réussi les expériences de cette sorte. Maintes fois, j'ai obtenu la segmentation de deux morceaux d'un œuf coupé en trois ; trois fois, j'ai obtenu la segmentation des trois morceaux. Une fois, j'ai pu conduire les

embryons issus d'un même œuf jusqu'au stade blastula. Voici le résultat de cette expérience faite le 29 septembre : sur 20 œufs coupés en trois, 5 n'ont présenté aucune segmentation, 8 ont donné une seule blastula, 6 ont donné deux blastula, 1 a donné trois blastula.

J'ai donc obtenu, en somme, vingt-trois blastula. La plupart étaient agiles, pourvues de cils.

Les trois blastula issues d'un même œuf ont eu un sort différent (fig. 10). Deux étaient régulières dès le début et montraient nettement leurs cellules rangées autour d'une étroite cavité de segmentation (fig. 10, *a*). La troisième, d'abord irrégulière (fig. 10, *b*), se régularisa ensuite et devint semblable à la première et à la deuxième. L'une de ces dernières, la première, si l'on veut, se garnit de cils et se lança à la nage, multipliant ses cellules et agrandissant sa cavité de segmentation jusqu'à prendre un aspect tout à fait normal. La larve n° 2 revêtit quelques cils, mais ne put se mettre en marche et, peu après, se désagrégea; la larve n° 3 revêtit quelques cils faibles, s'arrondit, tourna un peu sur elle-même, mais s'arrêta et mourut sans avoir pu se lancer à la nage en pleine eau. Fixées et colorées, elles montrèrent toutes les trois, même le numéro 2, des noyaux dans leurs cellules. Ainsi, dans cette expérience, j'ai obtenu d'*un seul œuf trois larves tritogoniques*, à peu près de même taille.



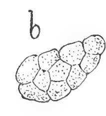


Fig. 10.

Echinus sp.

Trois embryons tritogoniques provenant de la section d'un même œuf.

a, premier embryon déjà presque larve au stade blastula.
Le deuxième était identique.
b, troisième embryon, irrégulier de forme, pris à un stade moins avancé.

Dans cette même expérience, certains des œufs ayant été coupés inégalement ont donné une ou deux larves seulement, mais fort inégales. Le cas le plus remarquable sous ce rapport est le suivant. L'œuf est coupé en trois morceaux très inégaux, mais qui ne sont pas mesurés. Je note que le pronucléus est très visible dans un des deux gros morceaux. J'obtiens deux embryons, un aux dépens d'un des gros morceaux et qui se développa en blastula normale (fig. 11, *d*), un aux dépens du petit. Ce dernier (fig. 11, *a*, *b*, *c*) montre d'abord deux

cellules (fig. 11, *a*), puis cinq, rangées autour d'une étroite cavité de segmentation. Il est aplati à ce moment (fig. 11, *b*), un peu ovale, et mesure 56 μ de long sur 48 μ de large. Je ne puis mesurer son épaisseur. Quelques heures après, ce même embryon s'est régularisé et montre vingt-quatre cellules très régulièrement disposées. Le lendemain, il s'est transformé en une minime blastula (fig. 11, *c*), très

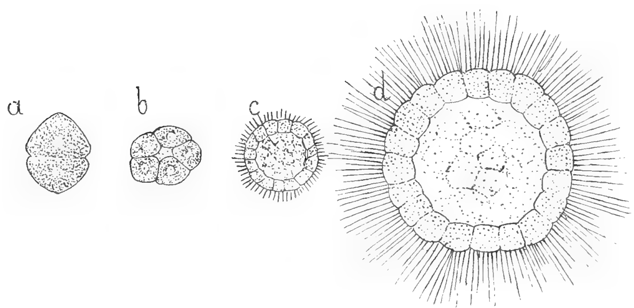


Fig. 11.

Echinus sp.

Segmentation des deux morceaux d'un œuf coupé en deux parties très inégales.

a, le petit morceau au stade 2.
b, le même un peu plus tard.
c, le même, vingt-quatre heures après la fécondation, au stade de blastula nageante.
d, blastula, sœur jumelle de la précédente, figurée à peu près au même grossissement.

agile, nageant activement à côté de la grosse blastula, sa sœur jumelle (fig. 11, *d*). Elle mesure à ce moment 45 μ de diamètre et a la forme sphérique normale. Or les blastula normales provenant d'œufs entiers mesurent, à ce stade, 150 μ. Leurs volumes sont donc comme $\frac{45^3}{150^3} = \frac{3^3}{10^3} = \frac{27}{1000} = \frac{1}{37}$. Ainsi, 1/37 d'œuf d'Oursin, certainement anucléé (l'absence de noyau ayant été constatée *de visu*), s'est développé et a donné une blastula agile et normale.

Puisque le fragment qui lui a donné naissance n'était pas nucléé, il n'y a aucune raison pour que tout autre fragment semblable ne puisse suivre la même évolution. Et nous arrivons à cette conclusion qu'un seul œuf d'Oursin coupé en trente-sept morceaux *pourrait* (si l'opération idéale pouvait être faite) donner 37 larves, dont 1 con-

tenant peut-être le noyau femelle fécondé et 36 ne contenant que le noyau spermatique [1].

Ce n'est peut-être pas la limite ultime, mais il y a une limite assurément.

Si l'on compare une blastula normale à une blastula hémigonique, on constate que celle-ci est plus petite et formée d'un moindre nombre de cellules plus petites [2] : la larve triche des deux côtés pour se rapprocher de la constitution normale, avec le minimum d'aberration. Mais la diminution de taille des cellules a une limite au delà de laquelle la cellule cesse de se diviser ; et pour faire une blastula, pour si réduite que soit la cavité de segmentation, il y a, pour une taille donnée des cellules, un minimum de nombre que l'on pourrait calculer.

Cette limite est sans doute aussi variable selon les animaux.

Conclusion : *l'expérience a montré qu'on peut obtenir d'un même œuf d'Oursin trois larves tritogoniques et qu'un fragment d'œuf égal à 1/37 du volume total peut se développer en larve de constitution normale. Il est permis d'en conclure qu'un œuf d'Oursin, idéalement sectionné, pourrait donner une quarantaine de fragments fécondables et aptes à se développer en autant de larves de constitution normale. La limite extrême de la mérogonie est sans doute plus basse encore, mais cette limite existe certainement.*

[1] Si l'on voulait désigner cette larve par un terme tiré du grec, il faudrait l'appeler *triacosthedomogonique*, mais nous ne proposons pas de le faire.

[2] Voici les dimensions de la larve et des éléments :

Blastula normale	Diamètre total	150 μ
	Diamètre des cellules	12
	Diamètre des noyaux	8
Blastula hémigonique	Diamètre total	100 à 120 μ
	Diamètre des cellules	7 à 7,5
	Diamètre des noyaux	5,5 à 6

Ces comparaisons ne sauraient avoir une précision extrême, car on ne peut savoir si les larves comparées sont rigoureusement au même stade.

IV

OBJECTIONS A LA MÉROGONIE.

Trois sortes d'objections peuvent être faites à la réalité de la mérogonie. Il est facile de montrer leur inanité.

a) On peut dire que, dans les cas où un seul des deux fragments se segmente, c'est le fragment anucléé qui reste insegmenté, et que, dans les cas notablement plus rares où les deux se segmentent, c'est que la fécondation de l'œuf avait eu lieu avant la section, par quelque spermatozoïde égaré.

L'indication des précautions dont j'entoure mes expériences suffira à montrer l'inanité de cette objection. Je recueille les œufs dans de l'eau de mer conservée dans un tonneau de grès, en sorte que les spermatozoïdes qui pourraient s'y trouver sont certainement morts. Dans toutes mes expériences, j'ai constaté que le sperme perd ses propriétés au bout de vingt-quatre heures à trente-six heures. De l'eau conservée depuis trois ou quatre jours ne saurait donc être suspecte. Néanmoins, je contrôle, en examinant à la fin de l'expérience les œufs restés dans le cristallisoir où j'ai pris ceux qui ont été expérimentés. Les œufs restent tous insegmentés, ce qui montre bien qu'il n'y avait pas de spermatozoïdes dans l'eau qui les contenait. Une fois, ayant trouvé parmi eux des œufs segmentés, j'ai considéré l'expérience comme nulle.

b) On peut objecter que la segmentation du fragment anucléé n'est pas due à la fécondation, mais à une excitation non spécifique, résultant du traumatisme opératoire. On sait, en effet, que l'on a observé des commencements de segmentation à la suite de l'application d'excitants divers chimiques ou autres. Mais, dans plusieurs cas, on a reconnu qu'il s'agissait dans ces cas d'une sorte de craquellement, et non d'une segmentation véritable. Jamais on n'a vu ces pseudo-segmentations conduire à la formation de larves parfaites et

capables de se mouvoir. Enfin, s'il fallait une preuve plus convaincante, en voici une qui ne laisse aucune place au doute.

Le 10 septembre, je coupe en deux des œufs du petit *Echinus sp.* déjà mentionné, et je cherche à les féconder avec le sperme d'un gros Oursin qui me paraît être le *Sphærechinus granularis :* aucune segmentation ne se produit. Le lendemain soir, environ trente heures après, les fragments ayant encore l'air bien vivants, j'additionne les gouttes d'eau qui les contiennent d'une gouttelette de sperme frais de la même espèce. Deux heures après, bon nombre d'entre eux étaient à divers stades de segmentation.

Rien ne saurait mieux démontrer la parfaite intégrité des œufs opérés et la réalité de la fécondation mérogonique.

J'ai, en outre, placé des œufs coupés et non fécondés des divers types expérimentés dans une goutte d'eau en chambre humide, dans les mêmes conditions que ceux des expériences précédentes, et jamais je ne les ai vus présenter des indices de segmentation vraie. On observe alors certains phénomènes curieux, qu'un observateur inexpérimenté pourrait confondre avec la segmentation, mais qui en diffèrent essentiellement. Tantôt (*Lanice*), c'est une fragmentation d'emblée, en petits globes tous égaux ; tantôt (Oursin, Dentale), c'est une fragmentation progressive, en globes de plus en plus petits, qui se désagrègent au fur et à mesure de leur formation. Tout cela n'est pas la segmentation vraie.

Il arrive, parfois, que des fragments dûment fécondés et ayant commencé à se segmenter plus ou moins normalement, manquant de cohésion, égrènent leurs blastomères et finissent par se désagréger tout à fait, avant de mourir, comme certains œufs non fécondés. Mais l'observation des premiers stades permet l'interprétation des deux phénomènes, et, en outre, j'ai pu colorer ces amas de globules et constater la présence d'un noyau dans ceux qui proviennent d'une segmentation disloquée, et son absence dans ceux qui proviennent d'une fragmentation cadavérique.

c) La troisième objection consisterait à dire que, dans la section

des œufs, le noyau des œufs est coupé, et qu'il en passe une parcelle dans chaque fragment, comme cela a lieu dans la mérotomie du *Stentor*, par exemple.

La preuve décisive, impossible à faire, consisterait à fixer et colorer les fragments, pour démontrer l'absence de noyau en eux, pour les faire développer ensuite. Mais une démonstration indirecte peut être fournie, qui ne laisse pas place au doute.

Le pronucléus femelle est trop petit pour avoir chance d'être coupé. Chez nos trois types, il mesure seulement 10 à 15 μ, et est donc en diamètre douze à quinze fois plus petit que l'œuf et en volume deux à trois mille fois plus petit. On voit ce que sont ses chances d'être coupé.

Telles seraient ces chances, s'il était fixé dans l'œuf. Mais il est mobile comme une goutte en suspension dans un mélange sirupeux, en sorte qu'il se déplace au moindre contact.

Enfin, s'il était, par le plus grand des hasards, entamé par la section, il crèverait et se détruirait.

Dans les œufs opaques du Dentale et de la Lanice, on ne le voit point; mais, dans les œufs d'Oursins, il est parfaitement visible et, pendant la section même, je le vois fuir sous la pression de la lame tranchante et je le retrouve dans un des morceaux sous la forme d'une petite tache claire, tandis que l'autre morceau ne montre rien de tel. Parfois je ne le retrouve dans aucun des deux, soit qu'il ait été détruit, soit qu'il soit placé de manière à n'être pas vu. *Jamais* je n'ai trouvé dans les deux morceaux, après la section, la tache claire qui indique sa présence.

Presque toujours il est dans le fragment le plus grand, même lorsque la différence de taille est faible. Une seule fois je l'ai vu dans un fragment sensiblement plus petit que l'autre. Jamais je ne l'ai rencontré dans un fragment beaucoup plus petit que son congénère. Or, on a vu que j'ai obtenu la segmentation de fragments représentant de 1/10 à 1/37 du volume total de l'œuf.

Enfin, on a vu aussi que j'ai obtenu jusqu'à trois embryons d'un

même œuf. Admettra-t-on que, dans ce cas, le pronucléus a été divisé en trois? Songeons que, si la chance pour qu'il soit divisé en deux est $\frac{1}{n}$, la chance pour qu'il soit coupé une seconde fois devient $\frac{1}{n^2}$, et n étant, d'après ce qui précède, un nombre très grand, on voit que $\frac{1}{n^2}$ devient pratiquement égal à zéro.

La réalité de la fécondation mérogonique résulte aussi des très curieuses expériences de Ziegler [1] qui, en coupant en deux un Oursin fécondé avant la réunion des deux pronucléus, de manière à ce que chaque moitié ne renferme qu'un des deux pronucléus, voit néanmoins la moitié à pronucléus mâle se segmenter et donner une blastula.

Tout cela permet de conclure : *la fécondation mérogonique est vraiment la fécondation d'un fragment de cytoplasme ovulaire dépourvu de noyau.*

VI

OBSTACLES A LA MÉROGONIE.

Deux questions peuvent être posées sous ce chef :

a) Pourquoi les œufs de tous les animaux ne peuvent-ils donner des embryons mérogoniques? *b*) Chez les animaux dont les œufs admettent la fécondation mérogonique, pourquoi bon nombre des morceaux restent-ils stériles?

a) *Œufs ne supportant pas la mérogonie.* — Théoriquement, rien ne saurait s'opposer à la mérogonie. Mais, pratiquement, certaines conditions entraînent des difficultés telles, qu'elles équivalent à une impossibilité.

[1] H.-E. ZIEGLER, *Experimentelle Studien über die Zelltheilung. I Mittheil. 1 Die Zerschnürung der Seeigeleier. 2 Furchung ohne Chromosomen* (*Arch. Entwickelungsmechanik*, IV, 249-293, 3 figures, pl. 13, 14, 1898). — Du même auteur, note préliminaire en 1896 sur le même sujet.

La première condition, pour qu'un œuf puisse être coupé et soumis ensuite à la fécondation mérogonique, c'est qu'on puisse se le procurer mûr avant la fécondation. Cette condition soustrait à la mérogonie tous les œufs à fécondation interne : en gros, ceux des Vertébrés à sang chaud, des Reptiles, des Élasmobranches, de tous les Articulés (Insectes, Crustacés, Arachnides et Myriapodes), des Céphalopodes et de bon nombre de Vers. On pourrait songer à extraire l'ovule de l'ovaire avant la ponte, mais le plus souvent il n'est pas mûr, complet, apte à la fécondation, avant d'être pondu; et le cas des Échinodermes où l'œuf se féconde aussi bien quand on le prend dans l'ovaire que quand on attend qu'il ait été naturellement émis au dehors, sans être unique, est exceptionnel. On pourrait peut-être, cependant, tenter la chose ; mais il faudrait employer des précautions particulières et l'on aurait encore de fortes chances de ne pas réussir.

La seconde condition est que l'œuf se prête à la section. Sous ce rapport, les œufs les plus convenables sont ceux qui sont nus, entourés d'une mince couche de glaire adhérente, qui se laisse écarter, mais se referme aussitôt après la section sur la solution de continuité de manière à la fermer. Il faut, en outre, que le cytoplasma ovulaire ait une certaine fermeté. Les œufs des Oursins, et, à un moindre degré, ceux du Dentale, sont excellents sous ce rapport. Les œufs protégés par une coque sont bien moins favorables, car, en général, ils empruntent à cette coque toute leur protection et sont, par eux-mêmes, d'une grande friabilité. Ceux de *Lanice* sont dans ce cas, et j'ai mis longtemps avant de trouver le *tour de main* qui m'a permis de les sectionner convenablement. D'autres ont été rebelles à toutes mes tentatives : tels sont ceux de la *Ciona,* ceux de l'*Haliotis*, ceux du *Chiton,* de *Sabellaria*, etc.

Une troisième condition est celle d'une taille suffisante. Je n'ai pu réussir à couper les œufs de la Lucernaire qui ne mesurent que 33 à 34 μ (c'est là, par parenthèse, une preuve qu'on ne saurait, du moins avec la méthode que j'ai employée, couper le noyau des

autres œufs dont le diamètre est toujours plus de moitié plus petit que celui des œufs de la Lucernaire).

Une quatrième condition, enfin, est que l'œuf puisse être coupé par un procédé qui n'altère pas sa structure ou n'introduise pas des conditions secondaires faisant obstacle à la fécondation.

Lorsque j'ai cherché à couper les œufs de Chiton, j'ai bien vite constaté qu'il était à peu près impossible (je n'y ai réussi qu'une fois) de les couper sans les crever. J'ai alors eu l'idée d'employer un moyen détourné consistant à piquer la coque, à déterminer la formation d'un extraovat et à séparer cet extraovat. Sur 30 œufs ainsi coupés, je n'ai obtenu aucune fécondation, tandis que sur les 30 témoins, 18 furent fécondés. J'attribue cet insuccès à une altération de la structure par cette suite du passage à la filière qui se produit dans la formation de l'extraovat. Il est à croire que les parties les plus fluides doivent passer de préférence dans l'extraovat, et, en se séparant du reste, altérer la structure de l'œuf. Il est possible aussi que l'issue de l'extraovat rompe le système de filaments achromatiques resté en place après la disparition de l'ovocentre et qui doit conduire et diriger dans l'œuf le système de filaments achromatiques issu du spermocentre après la fécondation, comme l'ont montré, chez *Physa*, Kostanecki et Viersejski (**96**) [voir *Année biologique*, II, p. 101 et suivantes]. Peut-être enfin le contact de l'eau pour l'extraovat, ce même contact et la perte de contiguïté avec la coque pour l'intraovat, sont-ils des causes nuisibles à la fécondation.

Quoi qu'il en soit, cet insuccès ne prouve rien contre le fond de ma théorie, savoir que le noyau ovulaire n'est pas indispensable à la fécondation.

Pour l'ébranler, il eût fallu qu'un seul fragment fût d'ordinaire fécondé, car on eût pu alors prétendre que le fragment stérile était celui dépourvu de noyau. Mais le fait que le fragment nucléé a été aussi stérile que le non nucléé montre que la fécondation a été empêchée par quelque autre cause que la présence ou l'absence du noyau.

b) Causes de la stérilité de certains fragments. — On peut maintenant se demander pourquoi, dans toute expérience, un certain tant pour cent d'œufs coupés restent stériles, pourquoi un certain tant pour cent ne segmentent qu'un morceau sur deux, ou qu'un ou deux sur trois.

On pourrait se contenter de répondre que, dans les œufs témoins, il y a aussi un certain tant pour cent d'insuccès. Mais on peut serrer d'un peu plus près la question.

Il arrive parfois qu'un œuf idéalement sectionné reste stérile, ou ne segmente qu'un de ses fragments. C'est pour ceux-là seulement que je renvoie aux œufs témoins qui restent stériles aussi, bien que ne présentant pas plus qu'eux la moindre altération observable au microscope. Mais il s'en faut de beaucoup que, dans les meilleures séries d'expériences, tous les œufs coupés le soient idéalement. Le plus souvent, l'œuf a été comprimé plusieurs fois avant de se fendre; le plus souvent aussi, la lame tranchante a écrasé une partie de la substance et donné accès à l'eau à une profondeur plus ou moins grande dans le morceau, produisant un état vacuolaire qui est l'indice d'une altération profonde. Ces parties altérées doivent être éliminées. Parfois le fragment les élimine, se réarrondit et se divise ensuite, mais souvent il s'épuise dans cet effort et meurt sans avoir pu achever son épuration; souvent aussi il est tellement diminué de volume par cette épuration, qu'il se trouve ensuite trop petit pour pouvoir poursuivre son développement.

Une autre cause d'insuccès est la diminution de cette substance visqueuse qui entoure l'œuf, le protège et maintient ses parties unies ensemble. Elle est forcément diminuée par la section, car la surface de deux sphères ayant chacune la moitié du volume d'une troisième sphère est de plus d'un quart plus grande que celle de cette dernière. En outre, la répartition de cette matière contentive peut n'être pas régulière. Toujours est-il que, parfois, les blastomères, au lieu de rester unis, se dissocient à mesure qu'ils se forment, rappelant ainsi certains phénomènes cadavériques des fragments non fécondés

dont ils se distinguent cependant par la présence de noyaux décelables par les réactifs.

Conclusion. — *La mérogonie n'est, pratiquement, applicable qu'aux œufs qui sont pondus isolément avant la fécondation. Elle peut réussir chez certains œufs pourvus d'une coque; mais, le plus souvent, elle échoue chez eux. Les œufs qui conviennent le mieux à son application sont ceux qui sont nus ou entourés d'une faible enveloppe glaireuse, pas trop friables, de consistance ferme et d'un diamètre pas trop petit (au moins* 1/10 *de millimètre). La section de l'œuf, quand elle peut être bien exécutée, ne contrarie pas, par elle-même, la fécondation de l'œuf; mais elle peut, quand elle est faite de certaine façon, introduire des conditions accessoires s'opposant à la fécondation.*

VII

UTILITÉ DU NOYAU FEMELLE DANS LA FÉCONDATION ET LE DÉVELOPPEMENT.

J'ai été extrêmement frappé de ce fait que, dans bon nombre de mes expériences, les œufs mérogonisés se segmentaient en plus grand nombre que les témoins. J'en ai cité quelques-unes, j'aurais pu en citer davantage. Si l'on songe que le traumatisme de la section ne peut que faire obstacle à la fécondation, il est inconcevable que les témoins ne se segmentent pas toujours en bien plus grand nombre que les œufs opérés. Or, il n'en est rien; il y a généralement au moins égalité et parfois l'avantage est pour les œufs opérés. En présence de ce fait, on doit se demander s'il est légitime de repousser *a priori* une conclusion parce qu'elle est paradoxale, et si l'on ne doit pas conclure que le noyau ovulaire, loin d'être nécessaire à la fécondation, lui fait plutôt obstacle.

Une expérience facile permettrait d'en décider. Elle consisterait à séparer chez l'Oursin, où le noyau est visible dans l'œuf, le fragment contenant le pronucléus femelle et celui qui en est privé et à faire la statistique des réussites de fécondation. Je ne l'ai pas tentée, ayant songé trop tard à le faire.

Mais, d'après ce que j'ai vu, et *sous les réserves de droit*, je crois que l'on est en droit de se demander si le pronucléus femelle ne fait pas obstacle à la fécondation plutôt qu'il ne la favorise, et s'il n'est pas inutile au développement. Il sert peut-être à communiquer à l'embryon les caractères héréditaires de la femelle et les avantages de l'amphimixie, mais il ne peut pas être utile à l'évolution des organes. Le noyau spermatique seul remplit aussi bien, sinon mieux, le rôle du noyau mixte.

D'ailleurs, eette conclusion n'est peut-être pas aussi paradoxale qu'elle paraît. Est-il moins surprenant de voir l'œuf ne devenir apte à la fécondation qu'après avoir éliminé les trois quarts de son noyau? Est-il moins surprenant de voir le centrosome disparaître souvent dans l'œuf avant la fécondation ?

Si les embryons mérogoniques sont un peu inférieurs comme vitalité aux embryons normaux, cela peut tenir aux troubles apportés par le traumatisme, à la privation d'une partie du cytoplasme et des substances (protoplasma et réserves nutritives) qu'il contient. Si un œuf pouvait expulser tout son noyau sans dommage ni diminution de son cytoplasme, par un processus naturel comparable à celui par lequel il expulse les globules polaires, il est à croire qu'il se féconderait plus aisément et se développerait aussi bien que les œufs normaux.

Conclusion. — *L'absence de pronucléus femelle ne constitue, pour le fragment d'œuf qui en est privé, aucune infériorité par rapport à son congénère qui en est pourvu. Peut-être même, la privation de ce noyau favorise-t-elle la fécondation. Le pronucléus femelle est peut-être utile pour procurer à l'embryon les avantages de l'amphimixie, mais il ne constitue pas un organe utile à la fécondation ni nécessaire au développement des parties de l'organisme.*

VIII

HYBRIDATION MÉROGONIQUE.

C'est là, parmi toutes les questions relatives à la mérogonie, une des plus importantes, car elle permettrait, si elle était résolue, de décider quelle est la part du noyau dans l'hérédité des caractères. Boveri (**89**) l'avait bien compris et avait cru même la résoudre ; mais Verworn (**91**), Morgan (**93**), et surtout Seeliger (**94**, **96**), ont bien montré qu'il n'avait nullement atteint son but.

La difficulté est de rencontrer des êtres assez semblables pour s'hybrider et assez différents pour que leurs hybrides présentent, dès l'état larvaire, des dissemblances permettant de distinguer les deux espèces. Je dis *dès l'état larvaire*, car il ne faut pas songer, pour le moment du moins, à élever jusqu'à l'âge adulte les larves mérogoniques.

Je n'ai pas eu le matériel nécessaire pour aborder la question. Les seuls êtres hybridables que j'aie eus étaient les Oursins, et les larves des espèces que j'ai pu expérimenter ne diffèrent que par des caractères trop peu précis pour qu'on puisse en tirer parti. Les formes sur lesquelles j'ai opéré sont le *Strongylocentrotus lividus* et le petit *Echinus* dont j'ai parlé plus haut, et, d'autre part, l'*Echinus* en question et le gros Oursin que je crois être le *Sphærechinus granularis.*

L'expérience de fécondation de *Strongylus* ♀ × *Echinus* sp. ♂ m'a donné les résultats suivants :

Œufs opérés (sectionnés en deux), 8;

Aucun morceau segmenté, 4 ;

Un morceau segmenté, 2 ;

Deux morceaux segmentés, 2.

Donc, en tout, 6 segmentations pour 8 œufs.

J'ai pu élever ces larves hémigoniques jusqu'au commencement du stade blastula ; quelques-unes ont revêtu des cils, mais aucune n'est allée au delà.

Ce résultat est d'autant plus remarquable que, dans cette expérience, aucun témoin ne s'est segmenté et que les mêmes œufs, non opérés, additionnés du même sperme dans un cristallisoir, c'est-à-dire dans des conditions bien meilleures, n'ont donné non plus aucune segmentation.

Au contraire, *Echinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ réussit aisément et donne des *Pluteus*.

Une seule fois, j'ai réussi la fécondation des deux moitiés d'un œuf du petit *Echinus sp.* ♀ × le gros *Sphærechinus* (?) ♂. La préparation a été détruite par accident au moment où l'un des morceaux était au stade 3 et l'autre au stade 4 —. Les hybridations d'œufs normaux de ces deux formes ne donnent qu'une faible proportion de réussites ; les larves arrivent cependant jusqu'au stade *Pluteus*.

J'ai essayé, faute de mieux, des hybridations hautement improbables entre Oursins et Astéries, Astéries et Ophiures. Aucune n'a réussi.

Ce résultat, pour si banal qu'il paraisse, n'est cependant pas sans intérêt.

Si vraiment le noyau était, comme on dit, le directeur de la cellule, il devrait être l'agent qui s'oppose à une hybridation trop aberrante ; et si le cytoplasme n'était, comme le croient quelques naturalistes, qu'une matière banale, sans vertu spécifique, sans initiative, il semble qu'il devrait ne pas savoir se défendre contre l'hybridation, qu'il devrait accepter un spermatozoïde étranger à son espèce et lui fournir, quel qu'il soit, les moyens de se développer. Or, il n'en est rien; on voit les spermatozoïdes aborder le fragment anucléé, le heurter, mais jamais aucun ne pénètre, ou s'il pénètre, du moins ne provoque-t-il aucun développement.

Concluons que *l'hybridation mérogonique est possible, mais que les fragments anucléés se défendent aussi bien contre que les œufs normaux contre une hybridation trop aberrante.*

IX

LA MATURATION CYTOPLASMIQUE DE L'ŒUF.

J'ai, dans le même ordre d'idées, tenté de féconder des fragments anucléés d'œufs non mûrs, pourvus de la vésicule germinative et n'ayant pas expulsé les globules polaires.

Ici encore, on pourrait croire que c'est le noyau seul qui s'oppose à la fécondation tant qu'il n'a pas atteint sa maturité complète. La chose serait d'autant plus admissible que certains œufs non mûrs (Francotte a observé le fait chez des Planaires) laissent pénétrer le spermatozoïde dans le cytoplasme ; mais là celui-ci, ou du moins le pronucléus mâle qui en dérive, attend la maturation du noyau ovulaire pour s'unir au pronucléus femelle et accomplir ce qu'on croyait être l'acte essentiel de la fécondation.

Eh bien, il n'en est rien.

Jamais je n'ai pu obtenir ni chez les Oursins, ni chez les Annélides, ni chez les Mollusques, la fécondation de fragments, anucléés ou non, d'œuf n'ayant pas achevé sa maturation ; et je tire de là cette conclusion importante qu'il y a une maturation du cytoplasme ovulaire.

Les raisons sur lesquelles je fonde cette assertion, bien qu'elles reposent sur des preuves négatives, n'en sont pas moins valables. Je prends un Oursin, je recueille les œufs de son ovaire et je les examine au commencement d'août, époque de l'année où la maturité sexuelle ne fait que commencer et je trouve environ autant d'œufs mûrs que d'œufs pourvus de leur vésicule germinative. Un peu plus tard, vers le 20 août, il n'y a plus guère qu'un dixième des œufs qui aient encore leur vésicule. Vers le 10 septembre, les œufs ayant leur vésicule sont rares, j'en trouve un sur cent peut-être. A la fin de septembre, j'ai peine à en recueillir quelques-uns. Lors donc que je prends à ces diverses époques de l'année, des œufs ayant atteint leur taille définitive et encore pourvus de leur vésicule, je suis fondé à croire

que nombre d'entre eux sont au moment de mûrir, qu'ils ont achevé leur accroissement, leur évolution chimique intérieure et qu'il ne leur manque plus qu'à expulser leurs deux globules. Si ces phénomènes maturatifs portaient sur le noyau seul comme on l'admet; si, dans le cytoplasme, il n'y avait aucune différence entre l'œuf immédiatement avant l'expulsion des globules et ce même œuf immédiatement après, les fragments anucléés de ce cytoplasme devraient également bien se féconder, qu'ils appartiennent à un œuf ayant opéré la maturation nucléaire ou à un œuf ne l'ayant pas encore accomplie.

Or jamais les fragments d'œufs à vésicule germinative ne sont fécondés.

Je coupe côte à côte sur la même lame, dans deux gouttes d'eau distinctes, un œuf non mûr et un œuf mûr et je les additionne de sperme : six fois sur dix au moins, un ou deux des morceaux de l'œuf mûr se segmentent, jamais ceux de l'œuf non mûr ne le font.

Dans ces conditions, il semble que la preuve négative (la seule qu'on puisse fournir dans cette circonstance) est bien probante et nous l'admettrons comme telle.

Quant à l'explication du phénomène, on ne peut faire encore que des conjectures : la maturation du cytoplasme ovulaire peut reposer soit sur une modification chimique produite par le noyau réduit, soit sur l'élimination de la parcelle du cytoplasme qui accompagne les globules polaires, soit peut-être sur une modification structurale du système achromatique à la suite de l'atrophie de l'ovocentre.

Quoi qu'il en soit, on peut conclure qu'*il existe une maturation qualitative du cytoplasme ovulaire*, *corrélative peut-être de celle du noyau, mais est distincte de celle-ci.*

X

LES CHROMOSOMES DANS LA MÉROGONIE.

La question de savoir comment se comportent les chromosomes dans la mérogonie a une importance toute particulière, tant au

point de vue de l'interprétation de la mérogonie elle-même qu'à celui des propriétés de ces organites de la cellule.

Il était à prévoir, d'après les théories régnantes, que le fragment d'œuf sans noyau femelle, fécondé par un spermatozoïde ayant subi la réduction maturative présenterait le nombre de chromosomes réduit de ce spermatozoïde.

Soit n, le nombre de chromosomes des cellules somatiques chez un animal donné. Les cellules sexuelles mûres en contiennent $\frac{n}{2}$; quand elles se sont fusionnées par la fécondation, elles en contiennent $2\frac{n}{2} = n$. Dans la fécondation mérogonique, le fragment anucléé contient 0 chromosome, le spermatozoïde en apporte $\frac{n}{2}$, il doit donc y en avoir $\frac{n}{2}$ et non n dans les cellules somatiques de la larve.

Dès lors, si cette larve pouvait former un adulte, celui-ci ayant $\frac{n}{2}$ chromosomes dans les cellules somatiques, en aurait sans doute $\frac{n}{4}$ dans ses cellules sexuelles mûres et, après la fécondation, $\frac{n}{4}+\frac{n}{2}=\frac{3n}{4}$, en supposant l'union avec un individu normal. A la génération suivante, ce nombre deviendrait $\frac{1}{2}\left(\frac{3n}{4}+n\right)=\frac{7n}{8}$. A chaque génération, le nombre se rapprocherait du nombre normal qui serait finalement atteint.

Mais si l'on pouvait unir deux êtres d'origine mérogonique, leurs chromosomes seraient $\frac{n}{4}+\frac{n}{4}=\frac{n}{2}$, nombre qui se conserverait indéfiniment. En appliquant encore la mérogonie à la race ainsi créée, on obtiendrait des produits ayant $0+\frac{n}{4}=\frac{n}{4}$; à la génération suivante, $\frac{n}{8}$ et ainsi de suite.

Voilà ce que dit la théorie d'après les idées régnantes.

Que dit l'expérience ?

Sa réponse absolument inattendue est la suivante : que les larves soient d'origine mérogonique ou non, le nombre des chromosomes reste invariable !

Ce n'est pas une mince difficulté que d'obtenir des préparations permettant de compter les chromosomes des larves mérogoniques. Les compter sur des œufs complets dont on possède une quantité indéfinie est déjà passablement malaisé. Que devient la difficulté quand il faut appliquer les méthodes qu'indique la technique, comportant des passages nombreux et rapides dans des liquides divers, à deux parcelles que l'on ne peut voir qu'avec une forte loupe ? Comment ne pas les perdre, ne pas les confondre avec les particules étrangères qu'apportent les liquides les mieux filtrés, avec les précipités qui se produisent souvent ? Comment surtout ne pas mettre à les retrouver plus de temps qu'il ne faudrait et ne pas les laisser dans les liquides au delà de la durée nécessaire, au risque de compromettre le résultat ? Et notons qu'il s'agit d'objets dont on peut se considérer comme fort heureux si on a pu s'en procurer un ou deux, dans une expérience durant un jour et demi !

J'ai pu arriver, cependant, avec beaucoup de soin et de patience, un peu d'adresse, et en m'ingéniant, à trouver des méthodes plus simples que celles qui sont en cours, à obtenir quelques préparations montrant, fixées, colorées, montées dans le baume, avec leurs chromosomes bien évidents dans leurs cellules en division, les deux larves sœurs provenant de la section d'un même œuf d'Oursin. Je puis montrer ces préparations, et les personnes à qui je les ai fait voir ont toutes exprimé l'avis que, sans aucun doute possible, le nombre des chromosomes est le même dans les deux larves, dont l'une a des noyaux provenant de l'union d'un pronucléus femelle avec un pronucléus mâle, tandis que l'autre a des noyaux provenant du spermatozoïde seul. J'ajoute que ce nombre de chromosomes est 18, le même que dans les larves intactes, le même que celui

qui a été indiqué pour ces animaux par Wllson [**96**] dans son ouvrage : *The cell in development and inheritance*, p. 155 [1]. Le fait est d'autant plus caractéristique que l'expérience a porté sur l'*Echinus*, c'est-à-dire sur une forme où l'on *voit* le noyau rester dans l'un des morceaux en lesquels on coupe l'œuf.

Quelle est l'interprétation de ce résultat?

Bien simple, mais en opposition formelle avec les théories régnantes sur les chromosomes.

Évidemment, au moment où le fragment sans nucléus femelle est fécondé, il n'a que les $\frac{n}{2}$ chromosomes que lui apporte le spermatozoïde. On pourrait chercher à vérifier le fait, mais ce ne serait pas aisé, car les noyaux des très jeunes embryons se colorent bien plus difficilement que ceux d'un âge plus avancé. Ce noyau, pour fournir tous ceux de la future larve, se divise un grand nombre de fois et, pour cela, passe par des états successifs de repos et d'activité. Pendant le stade de repos, les chromosomes, comme on sait, se disloquent, puis reforment un filament continu, le spirème, lequel se coupe en fragments, qui sont les chromosomes de la génération suivante. Eh bien, dans les larves mérogoniques et dans les normales, le spirème se recoupe en le même nombre de chromosomes.

A quel moment cela s'établit-il ainsi? Est-ce d'emblée, dès la première division ? Est-ce peu à peu? Je n'en sais rien. Avec un peu de peine, on pourra arriver à le savoir. Mais tout cela est d'importance secondaire. Le fait capital, c'est que le nombre normal des chromosomes se rétablit.

Ainsi, *si le nombre des chromosomes est constant chez les animaux, ce n'est pas, comme on le croit, parce que ces organites ont une personnalité*

[1] Il va sans dire qu'on ne compte pas les dix-huit chromosomes dans toutes les cellules en division que montre la préparation, vu que souvent des chromosomes profonds peuvent être cachés par les superficiels. Mais on en compte dix-huit dans les cellules où on les voit le mieux. Dans les autres, on en compte toujours au moins quinze ou seize et, comme la question se pose seulement en dix-huit et neuf, aucun doute n'est possible quant au résultat.

qui les rend individuellement permanents, c'est parce que ce nombre est une propriété spécifique de la cellule, une constante de la cellule. Une cellule, qui n'a reçu à l'origine que $\frac{n}{2}$ chromosomes, découpe néanmoins son filament chromatique en *n* chromosomes, parce que cela est un de ses caractères, comme sa forme, comme sa constitution physico-chimique, comme son aptitude à sécréter, à se contracter ou à fournir de l'influx nerveux.

XI

APPENDICE.

Avant de terminer, j'indiquerai quelques faits que j'ai été à même d'observer au cours de ces expériences.

1) *Sur un fait de pseudocytotropisme.* — Lorsqu'on coupe un œuf d'Oursin et que l'opération réussit *idéalement*, sans perte de substance ni écrasement d'aucune parcelle, on voit les deux moitiés se réarrondir avec une vigueur d'élasticité tout à fait remarquable [1]. Bien que la lame tranchante les sépare complètement, les deux moitiés, dès qu'on enlève la lame, se réappliquent l'une contre l'autre et se réajustent exactement. L'ensemble présente alors la forme d'un œuf segmenté au stade 2. Si l'on sépare de nouveau les deux moitiés et qu'on les écarte d'une fraction de millimètre pouvant aller jusqu'à deux ou trois fois leur diamètre, elles se précipitent de nouveau l'une vers l'autre et se réajustent comme précédemment.

On pourrait être tenté de rapporter cela au cytotropisme de Roux; il n'y a rien de tel, cependant, car si l'on écarte fortement les deux moitiés l'une de l'autre, elles ne s'attirent plus, et on a beau alors les rapprocher jusqu'au contact, elles sont désormais entièrement

[1] Ce n'est pas qu'elles redeviennent immédiatement sphériques, mais elles rétablissent instantanément l'intégrité de leur surface et de leur contour et, au lieu de rester hémisphériques, prennent une forme ellipsoïde pour devenir sphériques plus tard.

indifférentes l'une à l'autre et ne montrent aucun indice de cytotropisme.

L'explication du phénomène est toute simple : les œufs d'Oursin sont entourés d'une enveloppe d'une substance muqueuse hyaline et élastique. Quand on coupe l'œuf, on sectionne celui-ci sous son enveloppe muqueuse qui reste continue, s'étire, et rapproche les morceaux. Mais lorsque, par un écartement suffisant, l'enveloppe commune finit par se rompre, chaque moitié de l'enveloppe s'arrondit autour de la moitié d'œuf à laquelle elle appartient et forme avec lui comme un œuf distinct.

2) *Séparation de blastomères.* — En appliquant le procédé de section à des œufs segmentés, on peut séparer des blastomères sans les léser. Entre les blastomères ainsi séparés, je n'ai observé aucun effet de cytotropisme; mais je dois dire que je n'ai consacré que peu de temps à l'observation du phénomène.

Par contre, j'ai vu ces blastomères, chez l'Oursin, chez le Dentale, continuer à se diviser. Chez ce dernier, où la division est inégale dès le début, j'ai pu séparer et voir évoluer séparément le macromère et le micromère. L'un et l'autre ont continué à se diviser. Quelqu'un qui ferait de cela l'objet d'une étude suivie arriverait sans doute à des résultats intéressants.

3) *Mérogonie incomplète.* — Quand on sectionne incomplètement un œuf d'Oursin, en laissant les deux moitiés réunies par un pont de substance, ces deux moitiés se refusionnent en un œuf unique, plus ou moins sphérique, même si la section a été presque complète. L'ordre de la segmentation en est quelque peu troublé au début, mais il se forme néanmoins, finalement, une larve unique normale.

Deux fois, j'ai fécondé deux moitiés d'œuf d'Oursin que j'avais laissées se réaccoler après section complète, comme il a été expliqué plus haut. Une fois, les deux moitiés se sont arrondies et séparées et ont donné deux blastula tout à fait indépendantes. Une autre fois, elles sont restées accolées et ont donné deux blastula accolées, comprimées l'une contre l'autre, mais complètes et indépendantes.

4) *Contre la théorie de Hertwig.* — J'ai indiqué plus haut que parfois les fragments fécondés, en se divisant, se désagrègent au fur et à mesure qu'ils se segmentent. Dans ce cas, il se produit non un embryon, même déformé, mais un semis de cellules disposées les unes par rapport aux autres d'une manière absolument quelconque. J'ai observé une fois, chez le Dentale, que certaines de ces cellules désagrégées se munissaient de cils vibratiles. Il y a tout lieu de croire que ce sont précisément les cellules qui fussent devenues ciliées chez la larve, et je vois là la preuve que la cellule portait en elle-même les conditions déterminantes de la formation de ses cils. Cela va à l'encontre de la théorie d'Hertwig qui admet que la différenciation des cellules de l'embryon résulte de leur position dans l'ensemble.

XII

CONCLUSIONS.

Je résumerai, pour terminer, les conclusions auxquelles m'a conduit ce travail :

1° On peut féconder et obtenir des larves normales au moyen de fragments d'œufs coupés dont un ou plusieurs sont dépourvus de pronucléus femelle. C'est là un processus biologique nouveau qui mérite de recevoir un nom. Nous l'appelons la *mérogonie.*

2° La mérogonie a pu être pratiquée chez les Échinodermes (*Echinus, Strongylocentrotus*), les Mollusques (*Dentalium*), et les Annélides (*Lanice*).

3° La mérogonie apporte dans l'évolution des troubles, qui peuvent être très légers ou nuls lorsque l'opération est bien faite, et que la force autorégulatrice de l'organisme tend à réparer et répare le plus souvent d'une façon complète.

4° La fécondation mérogonique conduit, sans trop de difficulté, jusqu'à des larves typiques (*Pluteus, Veliger, Trochophore*), ne différant que par leur taille moindre et, éventuellement, par quelques

caractères d'importance secondaire de celles provenant d'œufs entiers. La difficulté de les élever au delà existe presque au même degré pour les larves normales. Rien donc n'indique qu'il manque aux larves mérogoniques quelque chose d'essentiel à un développement complet.

5° La mérogonie ne s'arrête pas à l'obtention de larves au moyen de moitiés d'œufs. Chez les Oursins, j'ai pu obtenir trois blastula d'un même œuf et des blastula de fragments dont le volume varie de 1/2 à 1/37 du volume total de l'œuf.

6° La réalité de la fécondation de fragments d'œuf sans pronucléus femelle est démontrée par l'observation qui montre le pronucléus se réfugiant, pendant la section, toujours dans une des moitiés où on le retrouve après. Elle est démontrée aussi par le fait que des œufs sectionnés, fécondés trente-six heures après la section, entrent aussitôt en segmentation, tandis qu'ils étaient restés inertes jusque-là.

7° La mérogonie n'est applicable pratiquement qu'aux œufs nus, pondus isolément et non fécondés avant la ponte. Elle l'est aussi, mais avec de grandes difficultés opératoires, à certains œufs pourvus d'une coque.

8° La fécondation mérogonique donne une proportion de réussites, d'ordinaire aussi grande et souvent plus grande que celle des œufs témoins placés dans les mêmes conditions. Si on tient compte de l'état d'infériorité dans lequel le traumatisme opératoire place les œufs coupés, il faut en conclure que les œufs coupés se fécondent plus aisément que ceux qui sont intacts. Le pronucléus femelle peut donc procurer au futur animal quelque avantage indirect (*amphimixie*), mais il semble ne favoriser en rien la fécondation et ne pas être sensiblement utile au développement ultérieur.

9° L'hybridation mérogonique est possible. J'ai pu l'obtenir entre deux genres d'Oursins, *Echinus* et *Strongylocentrotus* d'une part, *Echinus* et *Sphærechinus* de l'autre.

10° Il existe une maturation qualitative du cytoplasma ovulaire, corrélative sans doute de celle du noyau, mais distincte de celle-ci.

11° Les chromosomes sont en même nombre dans les larves mérogoniques sans pronucléus femelle que dans celles provenant d'œufs entiers. Cela montre que les chromosomes n'ont ni l'individualité ni la permanence que supposent certaines théories. Le filament chromatique du noyau se coupe en le nombre de chromosomes caractéristique de l'espèce, même lorsque l'œuf a été privé à l'origine d'une moitié de ces organites. Le nombre de chromosomes que possède une cellule dépend non du nombre qu'elle a reçu de sa cellule mère, mais de la nature de son protoplasme ; le nombre des chromosomes est, pour l'espèce zoologique, une propriété cellulaire.

J'ajouterai que les expériences actuelles confirment les conclusions que j'ai tirées l'année dernière de mes expériences primitives (voir *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, séance du 10 octobre 1898). Parmi ces conclusions, je rappelle ici les plus importantes en les complétant.

12° L'attraction sexuelle s'exerce en l'absence du noyau.

13° Les expériences de mérogonie condamnent les théories de la fécondation qui font intervenir la polarité nucléaire, ou la nécessité de compléter le nombre de chromosomes réduit par la maturation de l'ovule, ou toute autre particularité ayant son siège dans le noyau femelle (en réservant toutefois la question des effets de l'amphimixie).

Le phénomène essentiel de la fécondation n'est pas la fusion des noyaux spermatique et ovulaire dans l'œuf, mais bien l'union d'un noyau spermatique (accompagné de son spermocentre) avec une certaine masse de cytoplasma ovulaire.

DU ROLE DES TUBES PYLORIQUES DANS LA DIGESTION

CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS

PAR

TH. BONDOUY

Pharmacien de première classe, licencié ès sciences naturelles,
Préparateur de zoologie à la Faculté des sciences de Rennes,
Membre de la Société zoologique de France.

Les opinions sont très diverses sur la valeur fonctionnelle des tubes pyloriques des Poissons. Certains auteurs leur attribuent la production d'enzymes digestifs; d'autres, au contraire, leur refusent tout rôle actif dans la sécrétion des ferments solubles. Quelques zoologistes ont voulu établir un balancement organique entre les cæcums pyloriques et le pancréas. Dès le début de ce travail, il est donc intéressant d'examiner les diverses opinions émises sur la physiologie de ces singuliers organes.

HISTORIQUE.

Les anciens anatomistes, tels que Meckel, Müller, Wagner, Carus, Brandt, Ratzbürg, regardèrent tout d'abord les appendices pyloriques comme un organe destiné à remplacer le pancréas dont l'absence fut souvent constatée. Cuvier lui-même adopta cette manière de voir, avec toutefois une certaine réserve.

« La science a longtemps vécu sur cet accommodement entre les idées et les résultats négatifs des dissections [1]. »

Cependant, Steller, anatomiste de Saint-Pétersbourg, avait affirmé depuis longtemps la coexistence des appendices pyloriques et du

[1] P. Legouis, *Thèse Doctorat ès sciences naturelles*, 1873, p. 4.

pancréas chez de nombreuses espèces. Depuis cette époque, la présence du pancréas chez les Téléostéens a été démontrée physiologiquement par Claude Bernard et anatomiquement par Legouis.

Claude Bernard conclut, des expériences qu'il a faites sur le contenu intestinal des Poissons, à l'existence d'un pancréas constant : « En prenant le chyme et en le mettant en contact avec une solution éthérée de beurre, on constate qu'il y a acidification toutes les fois qu'une proportion, même très minime, de suc pancréatique s'est écoulée dans l'intestin ; de telle façon qu'il suffit du liquide intestinal d'un animal pour déterminer s'il a ou non un pancréas. Or, dans le liquide intestinal d'aucun Poisson, je n'ai constaté l'absence de ce caractère, et je suis porté à conclure que le pancréas existe nécessairement chez tous les Poissons, bien qu'il n'ait pas encore été anatomiquement démontré [1]. »

Le savant physiologiste considère surtout les tubes pyloriques comme des organes augmentant la surface intestinale. Il a, notamment, expérimenté sur les cæcums du genre *Acipenser* (Esturgeon). Chez ce Ganoïde, les tubes pyloriques sont réunis par une trame conjonctive de façon à former une masse assez volumineuse, qu'on a longtemps prise pour un pancréas. Il a constaté que le suc contenu dans cette sorte d'organe était acide et gluant et qu'il ne jouissait pas des propriétés digestives du suc pancréatique.

Mais Claude Bernard semble ne pas s'être étendu d'une façon complète et suffisante sur la physiologie de ces organes. Cependant, ses expériences l'ont amené à généraliser la présence d'un pancréas constant chez les Poissons osseux.

Des dissections délicates ont permis à Legouis de démontrer anatomiquement l'existence d'un pancréas chez tous les Téléostéens. « Je me crois en droit d'affirmer que tous les Poissons osseux ont un pancréas, non point rudimentaire, et seulement vestige d'un organe constant chez les Vertébrés, mais considérable, quoique gé-

[1] Cl. Bernard, *Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine*, t. II, p. 486, 1856.

néralement épars et d'une importance fondamentale pour la digestion. » Malgré cela, cet auteur ne refuse pas aux tubes pyloriques un certain rôle dans les phénomènes de la digestion :

« Je suis même disposé à croire que les appendices fournissent un excédent de suc intestinal et suppléent, quoique de loin et d'une manière indirecte, le pancréas qui, comme certaines familles semblent le montrer, diminue lorsqu'ils se multiplient. Mais quant au passage gradué d'une forme à l'autre, c'est une vue qu'on doit, je crois rejeter[1].

Aujourd'hui, l'existence d'un pancréas chez les Téléostéens est admise par tous les zoologistes. Lorsqu'il n'existe pas à l'état d'une glande compacte, on le rencontre formé par de nombreuses glandes diffuses, répandues le long de l'œsophage, sur le trajet des gros vaisseaux, notamment sur la veine hépatique et la veine-porte.

Vogt et Yung voient uniquement, dans les tubes pyloriques, des organes destinés à augmenter la surface d'absorption de l'intestin :

« Une valvule spirale, développement du pli des Cyclostomes, est caractéristique pour les Sélaciens, Ganoïdes et Dipnoïques. En revanche se développent, en beaucoup de cas, des appendices pyloriques[2].

Cette opinion est partagée par Wiedersheim, qui considère les tubes pyloriques comme les homologues de l'intestin spiral. Pour cela, ce zoologiste s'appuie sur les faits suivants qu'il emprunte aux Ganoïdes :

Chez *Polypterus*, on rencontre seulement un appendice pylorique ; la valvule spirale est bien développée. Chez *Lepidosteus*, les appendices sont nombreux ; par suite, la valvule spirale est rudimentaire.

De cette observation, il résulte donc que les tubes pyloriques semblent se développer davantage à mesure que le repli spiral disparaît ; ce qui paraît indiquer que ces deux appareils sont fonction-

[1] P. Legouis, *Thèse Doctorat ès sciences naturelles*, 1873, p. 180.

[2] *Traité d'anatomie comparée pratique*, p. 482.

nellement analogues. Mais il n'y a là qu'une constatation anatomique. Nous démontrerons, dans le cours de ce travail, que, physiologiquement, les tubes pyloriques des Téléostéens n'équivalent pas à la valvule spirale des Sélaciens, laquelle est dénuée de toute action digestive. Il y a tout lieu de croire qu'il en est de même pour le repli spiral des Ganoïdes. De même, nous pouvons affirmer de suite que ces organes ne jouissent pas de toutes les propriétés du pancréas ; je n'ai jamais observé la production de lipase. On sait que la propriété toute spéciale du tissu pancréatique est d'émulsionner et de saponifier les corps gras neutres.

La physiologie des tubes pyloriques a été reprise par Krukenberg ; mais le savant allemand n'a pas recherché l'action du suc de ces organes sur toutes les variétés d'aliments. Nous avons extrait de ses recherches sur la digestion chez les Poissons tout ce qui avait rapport aux tubes pyloriques.

« J'ai pu extraire des appendices pyloriques de *Acipenser sturio*, *Motella tricirrhata*, *Lophius piscatorius*, de la diastase, de la pepsine et de la trypsine ; chez *Trachinus Draco*, *Scorpena scrofa* et *Zeus faber*, de la pepsine et de la trypsine. »

Krukenberg trouve tantôt les deux ferments protéo-hydrolytiques, pepsine et trypsine, agissant ensemble dans les tubes pyloriques ; tantôt, il ne constate que la présence de l'un d'eux. « Dans les appendices pyloriques de *Umbrina cirrhosa*, *Uranoscopus scaber*, *Chrysophys aurata*, je trouve de la pepsine, mais pas de trypsine ; chez *Dentex vulgaris*, les cæcums renferment de la trypsine et de la diastase, mais pas de pepsine. Chez *Alosa finta* et *Trigla hirundo*, on obtient des extraits actifs trypsiques, mais pas pepsiques ni diastasiques. »

D'après Krukenberg, la sécrétion de la trypsine dans les tubes pyloriques n'est pas une propriété spéciale à ces organes. En général, dans les cas où l'on peut extraire le ferment des cæcums, on retrouve ce même ferment trypsique dans le mucus de l'intestin moyen. Il faut cependant signaler une exception fournie par *Acipenser sturio*. Ici, la glande pylorique est un organe producteur de

trypsine, tandis que le mucus intestinal ne renferme pas de ferment peptonisant.

La présence de la trypsine a été signalée dans l'intestin moyen de beaucoup de Cyprinidés, poissons dépourvus de tubes pyloriques. M. Yung a constaté que la muqueuse intestinale de ces animaux sécrétait un suc digérant l'amidon, la fibrine et l'albumine en milieu alcalin : « Les cellules épithéliales de l'intestin sécréteraient un ferment non localisé dans une région déterminée de l'intestin à l'exclusion des autres, mais bien répandu sur toute la longueur du canal, depuis l'œsophage jusqu'au rectum [1]. »

M. F. Decker (*Zur Physiologie der Fischdarmes* in *Kölliker's Getschrift*, Leipzig, 1887) a remarqué des faits semblables chez *Leuciscus cephalus*, *Cyprinus carpio*, *Cobitis fossilis*. Mais, pour cet auteur, les digestions auraient lieu en milieu acide. Il résulte des expériences de Homburger, de Luchhau (*Uber die Magenund Darmverdauung bei einigen Fischen. Inaug. Dissert.* Könisberg, 1878), qu'il y a formation de leucine et de tyrosine. On se trouve donc là en présence d'une digestion trypsique.

Nous avons constaté la présence de la tyrosine dans les produits ultimes de la digestion de la fibrine par le suc de tubes pyloriques de *Trutta fario*. Nous avons caractérisé cette substance à l'aide de la tyrosinase, ferment oxydant qui se trouve notamment dans les Russules [2].

Lucchau conclut, de son travail, que la muqueuse intestinale de *Cyprinus tinca*, *Abramis brama*, *Cyprinus erythrophthalmus*, sécrète au moins deux zymoses sur toute sa longueur : un ferment soluble analogue à la trypsine et une diastase analogue à l'amylase. Il a remarqué que les corps gras n'étaient pas attaqués.

Nous reviendrons plus loin sur cette digestion intestinale.

[1] E. YUNG, *la Digestion gastrique chez les Poissons* (*Revue scientifique*, 21 janvier 1899).

[2] M. Bourquelot a bien voulu nous remettre au laboratoire de zoologie de Roscoff du macéré de *Russula delica*. Nous lui adressons tous nos remerciements.

Krukenberg a observé que les appendices pyloriques manquent généralement aux Poissons dont les glandes stomacales renferment de la pepsine en abondance ; c'est le cas des Sélaciens.

Il est à remarquer que, chez les espèces où le pancréas atteint un grand développement, les tubes pyloriques sont absents. Ces organes sont faiblement développés, lorsque le pancréas est volumineux. Ce dernier cas a été observé par nous chez *Lophius piscatorius, Perca fluviatilis*. Il n'est donc pas étonnant de constater quelques-unes des propriétés du suc pancréatique dans le liquide des cæcums pyloriques.

Nous avons repris l'étude des phénomènes digestifs dans ces organes chez des espèces différentes de celles étudiées par Krukenberg. Les expériences ont porté sur les espèces suivantes :

Merlangus Pollachius, *Mugil chelo, Motella mustela*, *Cottus bubalis*, *Lophius piscatorius*, *Cyclopterus lumpus*, *Lota molva*, *Gadus luscus*, *Pagellus centrodontus*, *Rhombus maximus*, *Trutta fario*. *Serranus cabrilla*.

Comme Krukenberg, nous avons recherché l'action du suc de tubes pyloriques sur la fibrine et l'amidon. Mais nous avons, en outre, examiné l'action sur d'autres substances : inuline, salicine, saccharose, corps gras.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES TUBES PYLORIQUES.

Au voisinage du pylore, on remarque, chez les Ganoïdes et beaucoup de Téléostéens, des productions tubuleuses, creuses, dépendances du duodénum, que l'on appelle *appendices pyloriques*. Ce sont de simples évaginations du tube intestinal. Leur lumière est généralement très petite ; il en résulte que les aliments n'y pénètrent pas, ou du moins en très petite quantité. Krukenberg a institué des expériences à ce sujet :

« Comme je l'ai montré par des expériences consistant à nourrir *Perca fluviatilis* avec des aliments colorés par du cinabre ou du bleu d'outre-mer, l'écoulement du chyme dans les tubes pyloriques n'est

pas si considérable pour qu'on puisse les considérer exclusivement comme des organes d'absorption. »

L'histologie des tubes pyloriques rappelle celle de l'intestin moyen. Édinger a montré que la muqueuse intestinale ressemble à la muqueuse de l'appareil pylorique.

« Par leur mode de structure, ces organes sécréteurs ont beaucoup d'analogie avec les tubes de Lieberkühn ; au lieu d'être microscopiques et logés dans l'épaisseur des parois de l'intestin, ils sont d'un volume considérable et font saillie au dehors, de façon à constituer des appendices plus ou moins intestiniformes[1]. »

La muqueuse interne présente de nombreuses cellules à mucus ; le macéré de tubes pyloriques est, en effet, très riche en mucine. D'une façon générale, chez tous les Vertébrés, la région pylorique de l'intestin renferme d'abondantes cellules à mucus. Ce fait s'observe même chez l'Homme. La sécrétion de l'endothélium des tubes pyloriques doit faciliter le glissement du chyme à son entrée dans l'intestin.

On remarque assez fréquemment, entre les intervalles des tubes pyloriques, une trame conjonctive, dans laquelle Legouis a parfois reconnu du pancréas diffus. D'après cet auteur, les canaux de Weber s'engagent entre les tubes pyloriques ; chez *Labrus*, *Trigla lyra*, *Cottus*, on rencontre du pancréas diffus entre les cæcums. Chez *Perca fluviatilis*, chacun des trois appendices est bordé par une frange glandulaire épaisse qui n'adhère pas au corps de l'appendice.

Le pancréas forme, chez *Trutta fario*, un réseau superficiel dans les mailles duquel sont logés les appendices pyloriques. Dans l'espèce *Trigla lyra* (Grondin rouge), on observe trois massettes pancréatiques dont la plus volumineuse est placée au centre des cæcums. Nous avons facilement constaté tous ces faits, qu'il est indispensable de connaître. Pour étudier la valeur digestive des macérations de tubes pyloriques, il est nécessaire d'éliminer avec soin toutes traces de pancréas.

[1] Milne-Edwards, *Physiologie et anatomie comparée de l'homme et des animaux*, t. VI, p. 408.

Nous avons remarqué que la longueur de l'intestin n'avait aucun rapport avec la présence des tubes pyloriques. L'espèce *Mugil chelo* est un bon exemple. Ici, l'intestin est très long, très enroulé, par suite du régime herbivore de l'animal ; on y signale des appendices pyloriques. Il en résulte que ces organes n'ont pas uniquement pour but d'augmenter la surface d'absorption intestinale.

Leur présence n'est pas constante chez tous les Téléostéens, et leur nombre est extrêmement variable.

Ganoïdes. — Chez *Lepidosteus*, on compte un grand nombre d'appendices formant un cercle presque complet autour de l'intestin. Le genre *Polypterus* n'en possède qu'un. Tantôt, les cæcums forment un paquet compact, entouré d'une masse conjonctive longtemps considérée à tort comme un pancréas : c'est le cas de *Acipenser* (Esturgeon) ; tantôt, au contraire, les cæcums sont séparés, comme on l'observe dans *Spatularia* ou *Polyodon*.

Téléostéens. — Dans cette classe, quelques familles ne possèdent pas de tubes pyloriques. Cela s'observe chez les Cyprinidés, les Blenniidés, les Labridés (type Vieille), les Athérinidés (type Prêtre), les Lepadogastéridés, les Siluridés, les Ésocidés (type Brochet), les Apodes (type Anguille).

Chez les Ammodytidés, dont le type est *Ammodytes tobianus* (Lançon), on ne trouve qu'un seul appendice pylorique, long et dirigé en avant au-dessous de l'œsophage. A sa base, il a le même diamètre que l'intestin dont il dérive, mais il devient pointu à son extrémité cæcale.

Chez beaucoup de Pleuronectes, on compte deux cæcums ; il y en a trois chez *Perca fluviatilis*. En général, ce nombre est plus élevé ; il atteint soixante chez *Salmo labrax* et deux cents environ chez le Maquereau commun : *Scomber scomber*.

Nous donnons plus loin un tableau indiquant le nombre de tubes pyloriques dans les principales familles [1]. Il n'y a là rien de con-

[1] Ce tableau a été dressé après avoir consulté le *Traité d'Ichtyologie française* de E. Moreau.

stant, car nous avons constaté que ce nombre variait dans la même espèce.

Tantôt, les appendices pyloriques sont gros et courts, exemple : *Lophius piscatorius*, *Rhombus maximus ;* mais, le plus souvent, ils sont grêles et allongés. D'une façon générale, lorsque ces organes sont peu nombreux et pas très courts, ils naissent fort près du pylore, sur la face ventrale de l'intestin. Ce fait s'observe chez *Clupea harengus* (Hareng) [1]. Parfois, ils forment un cercle complet autour du tube intestinal, exemple : *Merlangus pollachius, Gadus luscus*. Chez *Trutta fario*, les cæcums sont disposés en deux séries longitudinales. Dans l'espèce *Merlangus vulgaris*, les tubes pyloriques forment d'abord une couronne au voisinage du pylore, puis ils continuent à s'insérer sur la face ventrale de l'intestin.

Souvent, les tubes débouchent isolément dans l'intestin, exemple : *Trutta fario, Lota molva ;* ils peuvent se réunir entre eux avant leur arrivée dans l'intestin. Ainsi, chez le Célan ou Pilchard (*Clupea pilchardus*), il y a cinquante appendices pyloriques, mais il n'existe à la surface interne de l'intestin qu'environ trente orifices pour les mettre en communication avec ce canal [2].

Les tubes pyloriques peuvent s'anastomoser entre eux et former de véritables arborisations. Chez *Thynnus vulgaris* (Thon), ces organes sont très nombreux, mais ils se réunissent de telle façon à déverser leur produit dans l'intestin par cinq canaux seulement. L'appareil pylorique de *Xyphias* (Espadon) ne débouche dans l'intestin que par deux orifices. Mais, chez *Acipenser* (Esturgeon), tous les cæcums se réunissent dans un canal excréteur unique ; les intervalles des tubes sont remplis par du tissu conjonctif. L'ensemble prend l'aspect d'une glande volumineuse, qui a longtemps été prise pour un pancréas.

Il n'existe pas de rapport entre le régime de l'animal et la présence

[1] Monro, *The Structure and Physiol. of Fishes.*

[2] Milne-Edwards, *Physiologie et anatomie comparée de l'homme et des animaux*, t. VI, p. 411.

des tubes pyloriques. On les rencontre fréquemment chez les espèces carnassières ; mais les exceptions sont nombreuses en zoologie. Ainsi, *Mugil chelo*, qui est une espèce herbivore, possède des cæcums bien développés, et *Esox lucius* (Brochet), espèce carnassière, en est dépourvue. De plus, Krukenberg a remarqué que les tubes pyloriques de *Perca fluviatilis* sécrétaient uniquement de la mucine; or, on sait que cette espèce est extrêmement vorace et carnassière.

NOMBRE DES TUBES PYLORIQUES DANS LES PRINCIPALES FAMILLES DES TÉLÉOSTÉENS.

TRACHINIDÉS.

11. *Uranoscopus scaber*.
6. G. *Trachinus*.

BLENNIIDÉS.

Manquent.

LOPHIIDÉS.

2. *Lophius piscatorius* (Baudroie).

MULLIDÉS.

Nombreux. *Mullus surmuletus*.

TRIGLIDÉS.

30. G. *Dactylopterus volitans*.
7 à 10. G. *Peristedion*.
5 à 12. G. *Trigla* (Grondin).
10. *Trigla pini*, *Trigla lineata*.
8. *Trigla cuculus*.
7. *Trigla gurnardus*.
6. *Trigla lyra*.
8 à 12. *Trigla corax*.
4. *Cottus gobio*.
8. *Cottus scorpius*, *Cottus bubalis*.

PERCIDÉS.

3. *Perca fluviatilis* (Perche).
5. *Labrax lupus* (Bar commun).
2 à 3. *Acerina cernua* [Gremille).
7. *Serranus scriba*.
3. *Serranus cabrilla*.
5. *Serranus hepatus*.
10 à 22. *Pomatomus telescopium*.

SCIÉNIDÉS.

8. *Umbrina cirrhosa.*

8. *Umbrina Lafonti,* bien plus développés que dans l'espèce précédente.

10. *Sciena aquila* (l'Aigle).

8. *Corvina nigra.*

SCOMBRIDÉS.

Nombreux. *Scomber scomber* (Maquereau), G. *Trachurus, Zeus Faber*, G. *Stromateus.*

12 à 15. G. *Naucrates.*

12 à 13. *Lichia glaucus.*

5. *Brama Raii* (Castagnole),

6 à 9. *Centrolophus pompilus.*

6 à 8. G. *Echeneis.*

Très nombreux. *Xyphias gladius* (Espadon).

TRICHIURIDÉS.

Nombreux. *Lepidopus argenteus.*

TÆNIOIDÉS.

8 environ. *Cepola rubescens.*

SPARIDÉS.

3. *Pagrus orphus.*

4. *Sargus vulgaris, S. annularis, Chrysophys aurata* (Daurade), *Pagellus erythrinus, Bos salpa.*

5. *Box Boops, Dentex vulgaris, Sargus vetula.*

5 à 7. *Sargus Rondelettii.*

6. *Oblada melanura.*

7. *Charax Puntazzo.*

MÉNIDÉS.

4 à 7, rarement 3. *Smaris insidiator.*

LABRIDÉS : TYPE VIEILLE.

Manquent.

POMACENTRIDÉS.

2. *Chromis castanea.*

GASTÉROSTEIDÉS.

2. *Gasterosteus aculeatus* (Épinoche).

TETRAGONURIDÉS.

Nombreux.

MUGILIDÉS.

2. *Mugil cephalus.*

6 à 8. *Mugil capito.*

6 à 7. *Mugil chelo.*

7. *Mugil labeo.*

8. *Mugil saliens.* Disposés en deux groupes, 5 assez courts, 3 deux fois plus longs.

ATHÉRINIDÉS.

Manquent.

AMMODYTIDÉS.

1. *Ammodytes lanceolatus, A. tobianus* (Lançon), *A. cicerellus.*

PTÉRIIDÉS.

2 appendices pyloriques.

GADIDÉS.

1. *Merlucius vulgaris* (Merlus ordinaire).

Nombreux. *Gadus luscus* (Gade Tacaud), *Merlangus vulgaris*, *M. pollachius* (Lieu), *Lota molva*, *Motella.*

PLEURONECTIDÉS.

2. *Rhombus maximus* (Turbot), gros et courts.

CYCLOPTÉRIDÉS.

40 environ. *Cyclopterus lumpus.*

LÉPADOGASTÉRIDÉS.

Manquent.

CYPRINIDÉS.

Manquent.

SILURIDÉS.

Manquent.

CLUPÉIDÉS.

Nombreux.

ALÉPOCÉPHALIDÉS.

12 environ.

ESOCIDÉS : TYPE BROCHET.

Manquent.

SALMONIDÉS.

4 à 6. *Osmerus eperlanus* (Éperlan).

Nombreux. *Salmo salar* (Saumon commun), *Trutta fario* (Truite), *Thymallus vulgaris* (Ombre commune).

Fort nombreux. *Coregonus lavaretus* (Lavaret).

APODES.

Manquent.

J'ai renoncé à l'idée d'acclimater les animaux dans les aquariums du laboratoire. Les Poissons en captivité refusent de prendre de la nourriture pendant plusieurs jours, même parfois pendant plusieurs semaines. D'ailleurs, un jeûne prolongé ne les incommode pas ; j'ai gardé des *Cottus bubalis* pendant près d'un mois dans un bac sans leur donner aucun aliment. Au bout de ce temps, pressés par la faim, ils ont commencé à se dévorer entre eux. M. Yung prétend avoir gardé une Anguille quatre ans dans le même bassin sans aucune nour-

riture. D'après cet auteur, il n'est pas impossible de conserver à jeun des Brochets pendant deux ans et même davantage.

Le volume des tubes pyloriques étant minime, il nous a fallu un très grand nombre d'individus de chaque espèce afin d'opérer sur une masse suffisante.

Préparation des macérations aqueuses. — Les Poissons nous sont apportés vivants au laboratoire ou morts depuis peu, aussitôt après la pêche. Il est indispensable d'opérer sur des animaux vivants ou de mort récente, car on sait que les tissus animaux s'altèrent avec une grande rapidité. Les tubes pyloriques sont détachés du duodénum, débarrassés du chyme qu'ils renferment et lavés promptement à l'eau distillée. Presque toujours l'intestin est rempli d'aliments. Les cæcums sont incisés, puis broyés dans un mortier de porcelaine avec du sable préalablement purifié ou du verre pilé. On obtient ainsi une pulpe épaisse qu'on additionne d'eau chloroformée. On laisse macérer pendant vingt-quatre heures : les enzymes se dissolvent.

Il est reconnu que les macérations de glandes possèdent les propriétés diastasiques des sucs sécrétés par ces glandes. On doit opérer à basse température afin d'éviter le développement des microorganismes. M. Arthus[1] recommande d'ajouter comme antiseptique du fluorure de sodium dans la proportion de 1 gramme pour 100 grammes d'eau. La putréfaction est ainsi évitée et cet antiseptique n'entrave pas l'action des diastases : « La putréfaction ressemble tout à fait à la digestion pancréatique, pour cette excellente raison que les microbes qui en sont la cause sécrètent une zymase analogue, sinon identique à la zymase des albuminoïdes que renferme le suc pancréatique[2]. »

De nombreux microbes sécrètent des zymases digestives. Abelous a étudié 16 espèces de microbes dans l'estomac humain : 3 peptonifient et 13 coagulent le lait; les unes digèrent la fibrine, le gluten, les autres intervertissent le saccharose; certaines jouissent de plu-

[1] M. Arthus, *Éléments de chimie physiologique.*

[2] Em. Bourquelot, *Thèse doctorat ès sciences naturelles*, p. 66.

sieurs propriétés digestives à la fois (Société de biologie, 1889).

Le *Bacillus subtilis* est capable d'élaborer un ferment peptonisant[1]. M. Duclaux a rencontré dans la putréfaction ou la fermentation des matières albuminoïdes, en particulier de la caséine du lait, une série de bactéries qu'il a réunies dans le genre *Tyrothrix*. Ces bactéries sécrètent de la caséase (*Tyrothrix tenuis*, *T. filiformis*, *T. geniculatus*, etc.). Lorsque la caséine est digérée, on trouve dans le milieu de culture, comme produits principaux, de la leucine et de la tyrosine, produits ultimes de la digestion trypsique.

M. Duclaux a démontré que l'*Aspergillus glaucus* et le *Penicillium glaucum* digèrent la caséine du lait grâce à un ferment protéo-hydrolytique sécrété par ces champignons. M. Bourquelot a constaté la présence, chez *Aspergillus niger*, d'un ferment analogue à la trypsine digérant la fibrine et l'albumine de l'œuf[2].

Il est donc nécessaire, lorsqu'on veut étudier les diverses actions digestives d'un macéré aqueux de tissu animal, d'employer des antiseptiques, à condition toutefois que ceux-ci ne paralysent pas l'action des ferments solubles.

Le fluorure de sodium en solution aqueuse à 1 pour 100 différencie bien les fermentations dues aux ferments figurés des fermentations diastasiques. Arthus et Huber ont reconnu que les premières étaient arrêtées par addition de cet antiseptique, tandis que les zymases conservent toute leur puissance en présence de ce sel.

Cependant, lorsqu'on veut examiner l'action du macéré sur la fibrine, il est préférable d'employer le chloroforme comme antiseptique. M. Dastre a, en effet, montré que certaines solutions salines, y compris NaFl, avaient le pouvoir de digérer la fibrine, sans intervention microbienne et sans trace de ferment soluble. Cette digestion saline de la fibrine avait déjà été observée par Berzélius et Arnold, puis par Denis (de Commercy) en 1838. M. Dastre a constaté

[1] HÉDON, *Précis de physiologie*, p. 64.

[2] EM. BOURQUELOT, *les Ferments solubles de* l'Aspergillus niger (*Bulletin de la Société mycologique de France*, p. 230, 1893).

dans les produits de la digestion de la fibrine par des solutions neutres de NaCl, NaFl, la présence de globulines : *fibro-globuline* α analogue au *fibrinogène*, coagulable vers 55 degrés; *fibro-globuline* β analogue à la *sérum-globuline;* il se forme en outre des *protéoses* et des traces de *peptones*. Mais cette digestion saline est lente à se produire; elle exige un contact prolongé de quelques jours à quelques semaines, surtout lorsque les solutions sont étendues. On active le phénomène en portant le mélange à la température de 40 degrés et en l'exposant à une lumière vive.

Nous avons constaté que la fibrine n'était pas digérée par une solution de NaFl au 1/100 au bout de vingt-quatre heures à la température ordinaire. Cette solution peut donc nous servir à faire les macérations de tubes pyloriques. Néanmoins, nous avons préféré employer l'eau chloroformée pour éviter toute cause d'erreur. Nous avons toujours obtenu un macéré visqueux, filant, moussant beaucoup par l'agitation grâce à sa richesse en mucine. Le macéré est décanté ; le liquide est jeté sur plusieurs filtres afin de hâter la filtration. C'est ce filtrat qui nous a servi dans nos expériences.

Deuxième méthode. — Nous avons suivi le procédé indiqué par M. Frédéricq[1]. Il est basé sur ce fait que les ferments solubles, précipités par l'alcool concentré, sont solubles dans l'eau après leur traitement par l'alcool.

Cette méthode est très commode, car elle permet de conserver pendant longtemps les tubes pyloriques avant de les soumettre aux expériences si l'on a eu la précaution de les plonger dans l'alcool à 95 degrés aussitôt leur extraction de l'animal vivant.

Nous avons employé ce *modus faciendi* dans la plupart des cas : *Gadus luscus*, *Pagellus centrodontus*, *Serranus cabrilla*, *Lota molva*, *Trutta fario*.

L'animal est sacrifié immédiatement après sa sortie de l'eau. Les tubes pyloriques détachés de l'intestin moyen sont légèrement ma-

[1] Frédéricq, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, t. VII, 1878, p. 578.

laxés afin d'enlever le chyme qu'ils renferment. On les essuie rapidement et on les plonge dans l'alcool à 95 degrés. Ce liquide joue le rôle d'antiseptique et coagule, au bout d'un certain temps, les ferments solubles et les substances albuminoïdes.

A la rentrée au laboratoire, les tubes pyloriques sont réduits à l'état de pulpe à l'aide du verre pilé. On traite la masse par une grande quantité d'alcool à 95 degrés et on laisse en contact pendant sept à huit heures. Les sels solubles passent dans la solution alcoolique. On décante et on jette la pulpe sur un filtre. Lorsque tout l'alcool est à peu près évaporé, on fait macérer la substance avec de l'eau chloroformée. On a ainsi une dissolution aqueuse renfermant les enzymes. Quant aux substances albuminoïdes, elles ont été coagulées en majeure partie par leur contact prolongé avec l'alcool concentré et ne se redissolvent plus dans l'eau.

La présence d'une petite quantité d'alcool ne gêne pas dans la dissolution aqueuse. M. Dastre a, en effet, démontré que la trypsine était soluble dans l'alcool étendu et même assez concentré. Il a conclu de ses expériences que la trypsine est soluble dans les liqueurs alcooliques de titres croissant jusqu'à 55 pour 100. La solubilité diminue très rapidement à partir du titre de 50 pour 100. Le ferment amylolytique du pancréas est également soluble dans l'alcool assez concentré ; cette solubilité se manifeste dans des liqueurs titrant 65 pour 100 d'alcool.

De plus, les traces d'alcool dans la dissolution aqueuse sont favorables à la transformation du zymogène en ferment actif trypsine.

La digestion pepsique n'est pas non plus entravée par la présence de l'alcool étendu. A la dose de 50/1000 d'alcool, le phénomène a lieu comme si l'alcool n'existait pas ; à la dose de 160 grammes d'alcool au litre, les liqueurs pepsiques conservent leur propriété peptonisante[1].

Dans la méthode employée ci-dessus, la mucine est d'abord pré-

[1] A. Gautier, *Chimie biologique*, t. III, p. 555.

cipitée par l'alcool; mais elle passe dans la dissolution aqueuse. Halliburton a constaté que la mucine précipitée par l'alcool a la propriété de se redissoudre dans l'eau même après deux jours de contact avec l'alcool.

La dissolution aqueuse chloroformée est filtrée. Le filtrat est placé dans des tubes à essais en contact avec les divers aliments dont on veut étudier la digestion.

EXPÉRIENCES SUR *MERLANGUS POLLACHIUS* (LIEU-POLLACK).

Cette espèce est très commune dans la Manche ; aussi nous a-t-elle été fournie abondamment. Les tubes pyloriques sont fort nombreux (cas général chez les Gadidés) ; ils forment une houppe volumineuse, légèrement trilobée, entourant complètement le duodénum. Ce sont des tubes creux réunis entre eux par une trame conjonctive.

Le Pollack est vorace et carnivore. On le pêche à la ligne à l'aide de Nephthys. L'estomac est souvent garni de petits Poissons.

A. *Macérations aqueuses de tubes pyloriques. Recherche de la mucine.* — La mucine se comporte comme un acide : elle sature l'eau de chaux en donnant un liquide neutre. Cette propriété a été utilisée par M. Bourquelot dans sa recherche de la mucine dans le foie des Céphalopodes[1]. Nous l'avons également mise à profit.

Pour cela, les tubes pyloriques sont incisés, broyés au mortier. La pulpe est maintenue à l'ébullition dans l'eau pendant quelques minutes. On filtre. Le liquide filtré est additionné d'acide acétique ; il se forme un précipité blanc de mucine (les solutions de mucine ne sont pas coagulées par l'ébullition). Le précipité décanté a été traité par l'eau de chaux : il s'est dissous. On était donc bien en présence de mucine.

Dans la plupart des cas, les macérés ont présenté une réaction neutre au papier de tournesol. Krukenberg avait reconnu ce fait chez *Lophius piscatorius*.

[1] Em. Bourquelot, *Thèse doctorat ès sciences naturelles*, p. 109.

Le précipité de mucine obtenu par l'acide acétique est insoluble dans un excès de réactif. On sait que l'albumine ne précipite pas à froid par cet acide.

Action du macéré chloroformé sur la fibrine. — Nous avons employé tantôt la fibrine de sang de porc, tantôt la fibrine de sang de vache. Elle a été obtenue par battage du sang frais à sa sortie des vaisseaux. On la conserve dans la glycérine.

Expérience. — Un flocon de fibrine est placé dans un tube à essais avec une certaine quantité de macéré chloroformé. Le mélange est abandonné à la température du laboratoire qui est de 11 degrés. La fibrine est attaquée promptement; elle est désagrégée en fragments granuleux. Trois heures après la mise en contact, l'attaque de la fibrine est avancée. Au bout de huit heures, nous avons recherché les peptones. A cet effet, le liquide est porté à l'ébullition après addition d'acide acétique. Il est indispensable d'ajouter cet acide afin de coaguler la mucine qui donne la réaction du biuret. Le liquide filtré ne précipite pas par l'acide azotique : il est exempt d'albumine. Il donne la réaction du biuret : coloration violette obtenue par addition de quelques gouttes d'une solution de lessive de soude à 30 pour 100, et de quelques gouttes d'une solution de sulfate de cuivre à 1 pour 100.

La réaction du biuret ou de Piotrowski paraît due à la présence, dans la molécule protéique, d'un groupement amidé, analogue à celui du glycocolle ou de l'acide aspartique.

On admet que la digestion d'une substance albuminoïde est complète lorsque la liqueur ne précipite plus par l'acide nitrique à froid, par une solution de ferrocyanure de potassium additionnée de 1/10 d'acide acétique, ni par l'acétate de cuivre. Mais, récemment[1], M. Harlay a démontré que, lorsque le produit de la digestion pancréatique de la fibrine ne précipite plus par l'acide azotique (réactif du Codex), l'action du ferment n'est pas encore épuisée; la digestion se pour-

[1] V. Harlay, *Journal de pharmacie et de chimie*, 1899, 1er mars, p. 225.

suit pendant quelque temps. La trypsine réagit sur les peptones pour donner des acides amidés : leucine et tyrosine. Le pouvoir rotatoire du liquide diminue de plus en plus en même temps qu'augmente la proportion de tyrosine. De même, dans la digestion pepsique de la fibrine, l'action du ferment se continue pendant quelque temps après que le liquide filtré ne précipite plus par addition d'acide nitrique. Mais on sait qu'ici il n'y a pas production de leucine et de tyrosine.

Expérience. — Au bout de six heures, à la température de 11 degrés, la fibrine a complètement disparu. Le milieu étant neutre au tournesol, le ferment protéo-hydrolytique est analogue à la trypsine. On sait que la pepsine ne peut agir sans la présence d'un acide. La présence des peptones a été dévoilée par la réaction du biuret.

La trypsine n'agit bien qu'en milieu alcalin ou neutre. Une faible acidité n'entrave pas cependant son action sur les albuminoïdes; la peptonisation trypsique ne peut se produire en présence d'une proportion d'acide dépassant 1 pour 1000. Elle agit énergiquement en milieu alcalin; la proportion d'alcali la plus favorable est 3 à 4 pour 1000 de carbonate de soude. On peut même alcaliniser par CO^3Na^2 jusqu'à 10 pour 1000[1].

Le chloroforme utilisé dans la préparation des macérés n'empêche pas la fermentation trypsique. Il en est de même des autres antiseptiques : acide cyanhydrique, naphtol, phénol, thymol[2].

Kühne a reconnu que l'acide salicylique à faible dose ne retardait pas l'action peptonifiante de la trypsine. Il résulte des expériences de Klug que l'action de l'alcali est peu importante dans la digestion de la fibrine par la trypsine. En effet, une macération de pancréas additionnée de 1 pour 100 de soude transforme 1 gramme de fibrine en 510 milligrammes de peptone; la même macération, sans addition d'alcali, produit 490 milligrammes de peptone (*Encyclopédie chimique* de Frémy; Garnier et Schlagdenhauffen, *Digestion pancréatique*).

[1] A. Gautier, *Leçons de chimie biologique*, p. 545.
[2] A. Gautier, *Leçons de chimie biologique*, p. 562.

Expérience. — Le mélange de macéré et de fibrine est porté à l'étuve à 40 degrés. L'attaque de la fibrine est plus rapide qu'à la température ordinaire. On sait que de 40 à 50 degrés, l'action de la trypsine est très rapide *in vitro*.

La trypsine pancréatique perd sa propriété peptonisante à 70 degrés. Sur la recommandation de M. Bourquelot, nous avons recherché la température à laquelle la trypsine des tubes pyloriques est détruite.

Aux températures de 60 et 70 degrés, la digestion a lieu. Elle se poursuit à 75 degrés, mais, au delà, à 80 degrés, la fibrine n'est plus attaquée.

Expérience. — Le macéré est porté à l'ébullition. Pas de digestion de la fibrine. A 100 degrés, au sein de l'eau, les ferments solubles sont tués. Mais à l'état bien sec, on peut chauffer la trypsine jusqu'à 160 degrés sans lui enlever de son activité.

Expérience. — Dans la préparation des macérations aqueuses, on a laissé la pulpe de tubes pyloriques en contact pendant vingt-quatre heures avec l'eau chloroformée afin de faciliter la transformation du zymogène en trypsine. Nous avons aidé cette production de trypsine en ajoutant à la pulpe de tubes pyloriques de l'acide acétique dilué au 1/100. La masse est traitée par de la glycérine au 1/10, et on a laissé macérer pendant quarante heures.

Nous avons fait subir le même traitement à du tissu pancréatique de *Scyllium canicula*. Le macéré de tubes pyloriques de *Merlangus pollachius* filtré a digéré la fibrine aussi rapidement que le macéré de pancréas de *Scyllium canicula*.

Chez *Merlangus pollachius*, les tubes pyloriques sécrètent donc un ferment analogue à la trypsine. Dans les deux cas, on a ajouté aux liquides en digestion la même quantité d'une solution étendue de carbonate sodique (cette solution est obtenue en faisant dissoudre 30 centigrammes de Co^3Na^2 dans 100 grammes d'eau distillée).

Après avoir constaté que le suc des tubes pyloriques de *Merlangus pollachius* digère la fibrine, il était naturel d'examiner l'ac-

tion des autres parties de l'intestin moyen sur ce même aliment.

Nous avons préparé des macérations chloroformées d'intestin comme dans le cas des tubes pyloriques. Ces macérations, filtrées et alcalinisées, n'ont pas digéré la fibrine. Les tubes pyloriques exceptés, l'intestin moyen ne joue aucun rôle dans la digestion de la fibrine. Il faut donc reconnaître là une fonction spéciale à ces appendices.

Chez d'autres espèces, Krukenberg avait déjà observé que l'intestin était dépourvu de propriétés digestives.

« L'intestin d'*Oblata melanura*, *Chrysophrys aurata*, *Pagellus erythrynus*, *Sparus salpa*, s'est montré sans aucun effet diastasique et sans action digestive sur les albuminoïdes. La pepsine comme la trypsine manquent dans l'intestin moyen de *Uranoscopus scaber*[1]. »

Nous avons vu plus haut que Vogt et Yung, Wiedersheim, considèrent les tubes pyloriques comme les organes homologues du repli spiral. Or, nous avons constaté chez un Sélacien, *Scyllium canicula*, que la valvule spirale n'avait aucune action digestive sur la fibrine. Son unique rôle physiologique consiste à favoriser l'absorption intestinale, étant donnée sa grande surface.

Action du macéré de tubes pyloriques de Merlangus pollachius *sur l'amidon cuit.* — Nous avons préparé l'amidon cuit comme le recommande M. Bourquelot[2]. Le produit obtenu se prête bien aux expériences ; il est d'un maniement très commode.

La fécule de pommes de terre est choisie de préférence aux autres amidons du commerce. On la lave à l'eau distillée jusqu'à ce que le liquide ne réduise plus la liqueur de Fehling. Le produit obtenu peut se conserver pendant cinq à six jours, sans accuser la présence du glucose.

On délaye 5 grammes de fécule purifiée dans 20 centimètres cubes d'eau froide. On verse dans la masse, en agitant convenablement,

[1] KRUKENBERG, *Zur Verdauung bei den Fischen* (*Untersuchungen aus dem Physiologischen Institute in Heidelberg*, t. II, 1882, p. 394).

[2] EM. BOURQUELOT, *Thèse doctorat ès sciences naturelles*, p. 30.

280 grammes d'eau bouillante. Le produit liquide obtenu se prend facilement avec une pipette. Il ne réduit pas la liqueur de Fehling. M. Bourquelot a reconnu au microscope « que les grains d'amidon sont intacts et seulement gonflés par l'absorption de l'eau ». Dans la préparation ordinaire de l'empois, il se fait constamment du sucre réducteur.

Par précaution, il est bon de préparer l'amidon hydraté uniquement au moment du besoin, car lui-même se saccharifie au bout de cinq à six jours. M. Duclaux recommande également de se servir d'amidon cuit à la plus basse température possible.

Nous avons fait usage, à chaque expérience, d'un tube témoin renfermant de l'eau distillée et le même volume d'amidon hydraté que dans le tube contenant le macéré. A la fin de l'expérience, le mélange ne devra pas renfermer de sucre réducteur.

On doit s'assurer, à chaque fois, si le macéré de tubes pyloriques ne réduit pas lui-même la liqueur de Fehling.

Expérience. — Dans un tube à essais A, nous avons introduit 10 centimètres cubes d'amidon cuit et un certain volume de macéré fluoré.

Dans un autre tube B, on a placé 10 centimètres cubes d'amidon cuit et de l'eau distillée fluorée (1/100 de NaFl.).

Les deux tubes sont portés à l'étuve à 40 degrés, afin d'exagérer la production du maltose. On sait que l'amylopsine du pancréas présente son maximum d'intensité vers 40 degrés et que son pouvoir s'arrête vers 70 degrés. La ptyaline a son maximum d'action à 40 degrés.

Au bout de dix-sept heures de contact, le liquide du tube A réduit la liqueur de Fehling et le sous-nitrate de bismuth en présence de KOH. Il y a donc formation de sucre réducteur.

Dans la recherche du glucose par la liqueur cupro-potassique, il y a oxydation de l'aldéhyde glucose aux dépens du sel cuivrique.

Le liquide du tube B (tube témoin) est essayé. Il n'accuse pas la formation de maltose. L'intervention des microorganismes sécrétant

de la diastase amylase est empêchée par la présence du fluorure de sodium.

La formation dans le tube A de sucre réducteur est donc probablement due à la présence d'un ferment analogue à l'amylase. La trypsine n'a aucune action saccharifiante sur l'amidon. Mais nous devons faire une restriction, car étant donné le mode de préparation des solutions fermentaires, le sérum sanguin peut intervenir et transformer l'amidon. Il est donc indispensable d'étudier l'action du sérum sanguin du Poisson sur l'amidon hydraté [1].

Action du sérum sanguin de Merlangus pollachius *sur l'amidon cuit.*

Préparation du sérum. — Il résulte des expériences de Delezenne [2] que le sang des Poissons présente une résistance extrêmement marquée à la coagulation spontanée, lorsque ce sang est recueilli à l'abri du contact des tissus.

Mais les tissus des Poissons, de même que ceux des Batraciens, Reptiles et Oiseaux, possèdent des propriétés coagulantes très énergiques. J'ai observé ce fait sur le sang de *Lophius piscatorius*, *Scyllium canicula*, *Acanthias vulgaris*, *Mullus surmuletus*, *Merlangus pollachius*, *Gadus luscus*. Dans ces conditions, lorsque le sang des Poissons est mis en contact avec les tissus, le caillot se forme très rapidement. Le sérum exsude promptement, et il est facile de le séparer de la masse coagulée par décantation ou par aspiration avec une pipette.

Mais, avant d'étudier l'action du sérum sur l'amidon, il faut, pour éviter toute cause d'erreur, s'assurer si ce sérum ne renferme pas de sucre réducteur. J'ai obtenu un résultat négatif avec le sérum de *Merlangus Pollachius*.

Dans un tube A, nous avons placé de l'empois d'amidon préparé, comme précédemment, avec une certaine quantité de sérum de *Merlangus pollachius*. Cette quantité était bien supérieure à celle qui

[1] MM. Bourquelot et Gley ont constaté que le sérum sanguin a la propriété de saccharifier le glycogène et le maltose ; l'inuline n'est pas attaquée.

[2] Delezenne, *Société de biologie*, séance du 22 mai 1897.

est contenue dans les tubes pyloriques, car elle a été suffisante pour empêcher les digestions pepsique et trypsique [1]. L'antisepsie du milieu a été maintenue par addition de fluorure de sodium.

Dans un tube B (tube témoin), on a placé la même quantité d'empois d'amidon qu'on a étendu d'eau fluorée.

Les tubes A et B sont portés à l'étuve à 40 degrés. Au bout de dix-huit heures de contact, le tube témoin ne réduit pas le tartrate cupro-potassique.

Il y a réduction dans le tube A. Cette réduction est moins abondante que dans le cas où l'on fait agir le macéré de tubes pyloriques sur l'amidon hydraté. On est donc obligé d'attribuer une action saccharifiante au sérum en expérience ; mais cette action est moins énergique que celle qui est produite par le macéré de tubes pyloriques. Ces faits conduisent à admettre l'existence d'un ferment saccharifiant l'amidon dans le suc des tubes pyloriques, indépendamment du sérum.

Les tubes pyloriques de *Merlangus pollachius*, traités par la deuxième méthode, nous ont donné les mêmes résultats : *la fibrine et l'amidon cuit ont été digérés*. Mais Claude Bernard a fait remarquer que tous les tissus muqueux peuvent transformer l'amidon en sucre lorsqu'on les a fait macérer dans l'alcool. « C'est ainsi que j'ai fait macérer dans de l'alcool la membrane muqueuse de la bouche, de l'estomac, de l'intestin grêle, du gros intestin, de la vessie, de la trachée, etc. ; puis toutes ces membranes étant desséchées dans du papier brouillard et remises dans l'eau avec de l'empois ont transformé l'amidon en sucre, aussi rapidement que le tissu du pancréas et des glandes salivaires. Toutes ces expériences prouvent donc que la transformation de l'amidon en sucre n'a rien de spécial et

[1] MM. L. Camus et E. Gley ont constaté que le sérum sanguin du Chien et de la Vache empêchait l'action de la pepsine et de la trypsine. L'action de la présure est également paralysée. Ce dernier fait a été confirmé plus tard par A. Briot. Nous avons constaté que le sérum des Poissons avait aussi une action empêchante sur les digestions pepsique et trypsique.

que la diastase animale ou salivaire ne caractérise aucun tissu[1]. »

Ce savant a également reconnu que « tous les tissus muqueux en général » avaient la propriété de donner des macérés capables d'agir sur l'empois d'amidon. Mais M. Bourquelot fait observer que cette action est lente à se produire et qu'elle peut être due à l'intervention de végétaux inférieurs [2]. On sait qu'un grand nombre de bactéries et de champignons inférieurs sécrètent de la diastase et les ferments des substances albuminoïdes.

Le pouvoir saccharifiant des tubes pyloriques est partagé par le suc entérique des Poissons.

Action du macéré de tubes pyloriques de Merlangus pollachius *sur l'inuline.* — L'inuline est un hydrate de carbone analogue à l'amidon. Sous l'influence de l'eau bouillante ou mieux de l'acide sulfurique étendu bouillant, l'inuline donne de la lévulose. La levure et les diastases ne l'attaquent pas sensiblement. Le suc pancréatique est sans action sur elle.

M. Bourquelot a constaté que la diastase des Céphalopodes n'avait aucune action saccharifiante sur l'inuline[3]. Mais il a découvert, dans *Aspergillus niger*, un ferment soluble, l'*inulase*, qui dédouble l'inuline en donnant essentiellement de la lévulose. Il se forme probablement, en même temps, un peu de glucose. De son côté, M. Tanret a démontré que, sous l'influence de l'acide acétique aqueux, l'inuline se dédoublait en douze molécules de lévulose et une molécule de glucose.

MM. Bourquelot et Gley ont remarqué que le sérum sanguin est sans influence sur l'inuline, tandis que le glycogène et le maltose sont saccharifiés.

D'après quelques auteurs, les solutions de cet hydrate de carbone ne réduisent pas la liqueur de Fehling; il est facile de s'assurer

[1] Claude Bernard, *Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine*, t. II, p. 376, 1856.

[2] Em. Bourquelot, *Thèse doctorat ès sciences naturelles*, p. 20.

[3] Em. Bourquelot, *Thèse doctorat ès sciences naturelles*, p. 46.

qu'une solution d'inuline à 2 pour 100 réduit notablement le tartrate cupro-potassique.

J'ai employé une solution à 2 pour 100 et j'ai déterminé sa richesse en glucose. Mais j'ai préalablement titré la liqueur de Fehling dont je me suis servi, à l'aide du sucre interverti. On sait que ce réactif s'altère assez rapidement à la lumière : 10 centimètres cubes de liqueur correspondaient à 495 dix-milligrammes de glucose. Elle était presque normale.

J'ai placé dans un tube à essais 30 centimètres cubes de la solution d'inuline, avec un certain volume de macéré fluoré. Le mélange a été abandonné à la température du laboratoire : 14 degrés.

D'autre part, j'ai déterminé la quantité de glucose renfermée dans 30 centimètres cubes de solution d'inuline. Elle a été de 254 dix-milligrammes.

Au bout de vingt heures de contact, je n'ai pas observé d'augmentation dans le pouvoir réducteur du mélange. L'inuline n'est donc pas saccharifiée par le macéré de tubes pyloriques.

Il ne se produit pas non plus de saccharification, lorsqu'on fait réagir la ptyaline de la salive sur l'inuline.

Action du macéré sur la salicine. — La salicine est un glucoside qui est dédoublé par un ferment soluble : l'*émulsine* ou *synaptase*, en glucose et saligénine (alcool salicylique). Il se produit, suivant la loi générale, un phénomène d'hydratation :

$$\underbrace{C^{13}H^{18}O^{7}}_{\text{salicine}} + H^{2}O = \underbrace{C^{6}H^{12}O^{6}}_{\text{glucose}} + \underbrace{C^{7}H^{8}O^{2}}_{\text{saligénine}}$$

D'après Frerichs, la salive provoque ce phénomène de dédoublement avec la même facilité que l'émulsine ; elle dédouble également l'amygdaline[1]. M. Bourquelot a constaté que la diastase des Céphalopodes est sans action sur la salicine[2], ainsi que la salive des animaux supérieurs.

Nous avons employé une solution de salicine à 1/100. On a fait

[1] A. GAUTIER, *Chimie biologique*, t. II.

[2] EM. BOURQUELOT, *Thèse doctorat ès sciences naturelles*, p. 47.

agir le macéré aqueux sur 10 centimètres cubes de cette solution. Au bout de vingt heures de contact, à la température du laboratoire, la liqueur n'a pas réduit le réactif cupro-potassique.

Le macéré de tubes pyloriques de *Merlangus pollachius*, qui hydrate l'amidon, est donc sans action sur l'inuline et la salicine.

Action du macéré sur le saccharose. — Leube a découvert que le suc intestinal dédoublait le saccharose en glucose et lévulose. Ce phénomène d'hydratation se produit grâce à la présence d'un ferment soluble : l'*invertine* ou *sucrase*. Claude Bernard a signalé la présence du ferment inversif dans l'intestin du Chien, du Lapin, des Oiseaux, des Grenouilles. M. Balbiani l'a découvert dans le tube digestif du *Bombyx mori* (Ver à soie).

Cet enzyme est sécrété par un grand nombre d'organismes inférieurs : *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, *Eurotium orizæ* ; les levures de bière élaborent ce ferment. Il en est de même du *Bacillus heminecrobiophilus*.

D'après O'Sullivan et Thompson, l'invertine serait formée par une série de combinaisons d'albumine et d'hydrate de carbone.

Le sucre candi du commerce renferme toujours du glucose ; je l'ai purifié par de nombreux lavages à l'alcool à 90 degrés. Malgré cela, le sucre de canne réduit encore la liqueur de Fehling. J'ai fait une solution de ce sucre, à froid, au cinquantième : 10 centimètres cubes du soluté sont placés dans un tube à essai, avec du macéré fluoré (NaFl empêche le développement des microphytes dont un grand nombre sécrètent de l'invertine). Un tube renfermant 10 centimètres cubes de solution de saccharose et de l'eau distillée fluorée sert de tube témoin. Les deux tubes sont abandonnés à la température du laboratoire. Au bout de vingt-quatre heures de contact, le liquide du tube témoin réduit très légèrement le tartrate cupro-potassique ; le tube renfermant le macéré n'accuse pas une plus grande réduction.

J'ai répété cette expérience en portant les deux tubes à l'étuve à 40 degrés (on facilite ainsi l'action de l'invertine).

Le résultat est conforme au précédent.

Le macéré de tubes pyloriques ne dédouble donc pas le saccharose. Il ne se comporte pas comme le suc intestinal, qui produit l'inversion.

Chez les Céphalopodes, M. Bourquelot a constaté que la diastase du foie et du pancréas était impuissante à amener le dédoublement du sucre de canne [1].

Action du macéré des tubes pyloriques sur les corps gras. — Cette action était importante à connaître, car elle nous a permis de différencier nettement, au point de vue physiologique, les tubes pyloriques du pancréas. En effet, le suc pancréatique est le seul suc digestif qui dédouble les graisses. « Cette propriété d'acidifier la graisse est spéciale au tissu pancréatique, parmi tous les autres tissus glandulaires de l'économie ; car les tissus des glandes salivaires, des reins, du foie, de la rate, du corps thyroïde, du testicule, n'ont, dans aucun cas, cette propriété de faire une émulsion avec la graisse, ni de l'acidifier, quand on les broie ensemble dans un mortier [2]. »

Les corps gras neutres sont émulsionnés, puis dédoublés partiellement en glycérine et en acides gras libres. Cl. Bernard et Berthelot ont remarqué que la butyrine, en particulier, est presque entièrement saponifiée par ce suc. De même, l'éther acétique est transformé en acide acétique et en alcool ; le salol est dédoublé en acide salicylique et en phénol.

Certains auteurs ont attribué ces phénomènes de saponification à une action microbienne. Le suc pancréatique constitue en effet un excellent milieu de culture pour les bactéries. Mais l'addition des antiseptiques n'entrave pas ces dédoublements. Nencki a constaté la saponification dans des liquides renfermant 5 pour 1000 d'acide phénique. De plus, cet auteur a démontré que la tribenzoïcine était saponifiée par le suc pancréatique avec formation de glycérine et

[1] Em. Bourquelot, *Thèse doctorat ès sciences naturelles*, p. 52.

[2] Claude Bernard, *Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine*, t. II, p. 341.

d'acide benzoïque; le succinate de phényle est décomposé en acide phénique et acide succinique. A. Gautier a observé une saponification presque immédiate des corps gras neutres avec du tissu pancréatique frais en présence d'acide cyanhydrique. D'après Wassilieff, les sels de mercure n'empêchent pas l'action lipasique du suc pancréatique.

Il faut donc voir dans ces phénomènes de saponification l'intervention d'un ferment.

L'émulsion serait, suivant M. Duclaux, un phénomène *purement physique*. Pour la plupart des auteurs, il serait *d'ordre chimique :* une certaine quantité de corps gras neutre est saponifiée. L'acide gras mis en liberté s'empare de l'alcali du suc pancréatique : il se forme un savon de soude qui serait l'agent émulsionnant.

Claude Bernard a montré que la saponification était bien due à l'action d'un ferment soluble : la *stéapsine.* M. Hanriot a trouvé un ferment analogue à la stéapsine dans le sang des animaux; il l'a appelé *lipase.*

En effet, le sérum sanguin saponifie facilement et avec rapidité la monobutyrine. Les expériences ont été faites de façon à écarter l'intervention des microorganismes. M. Hanriot a constaté la non-identité des lipases d'origine différente[1]. La sérolipase est différente de la pancréatolipase. Le sérum d'anguille est très riche en lipase; son activité est cinq fois plus grande que celle du sérum du cheval. Ce ferment lipasique manque dans la plupart des organes; on le rencontre cependant dans le foie. M. A. Charrin a remarqué que le bacille du pus bleu produit de la lipase; le ferment soluble est sécrété par le *Penicillium glaucum* cultivé sur le liquide de Raulin. M. Arloing a trouvé une lipase dans les produits de sécrétion du *Bacillus heminecrobiophilus.*

Dans un tube à essai, j'ai placé une certaine quantité de macéré de tubes pyloriques et j'ai ajouté une petite quantité d'huile d'olive

[1] Hanriot, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1897, t. CXXIV.

neutre. J'ai agité vivement et à plusieurs reprises. Le mélange a été porté à l'étuve à 30 degrés. J'ai fait usage d'un tube témoin renfermant de l'huile d'olive et de l'eau distillée. L'huile s'est bientôt séparée dans les deux tubes en une couche supérieure, et le papier de tournesol n'a pas révélé d'acidité au bout de vingt-quatre heures.

J'ai répété cette expérience en ajoutant quelques gouttes de teinture bleue de tournesol dans les deux tubes; le virage au rose ne s'est pas produit.

La lipase pancréatique est donc absente dans le suc des tubes pyloriques. Si elle existait, la viscosité du macéré due à la présence de la mucine devrait favoriser l'émulsion.

J'ai examiné l'action du macéré de tubes pyloriques sur une solution éthérée de beurre frais à laquelle j'ai ajouté quelques gouttes de tournesol. Dans aucun cas je n'ai constaté l'acidification du milieu.

La solution éthérée de beurre a été employée par Cl. Bernard pour caractériser le tissu pancréatique chez les Mammifères, les Oiseaux, les Reptiles, les Poissons. Elle lui a permis de démontrer l'existence du suc pancréatique dans le suc intestinal de nombreux Poissons. On sait que, chez ces animaux, le pancréas existe souvent à l'état diffus; il est disséminé en glandules le long des veines principales. Cette position spéciale du tissu pancréatique coïncide peut-être avec l'existence, dans le sang de ces animaux, d'un ferment lipasique analogue à celui de M. Hanriot.

Action du macéré sur le salol. — On ajoute au macéré une petite quantité d'une solution éthérée de salol. On laisse en contact pendant vingt-quatre heures et l'on agite fréquemment le mélange. Au bout de ce temps, la solution de salol ne donne pas de coloration violette avec une solution très étendue de chlorure ferrique. Le salol n'est donc pas dédoublé; on sait que le dédoublement a lieu avec le suc pancréatique

2° *Expériences sur* Cottus bubalis. — Les mœurs de ce Poisson ressemblent beaucoup à celles des Cottes d'eaux douces. Le *Cottus bubalis* aime les fonds rocheux; il se cache sous les pierres d'où il

guette sa proie. Lorsque celle-ci est à sa portée, il fond sur elle avec une grande rapidité et l'engloutit facilement grâce à sa gueule largement fendue. Ce Poisson est d'une extrême voracité ; il avale des proies énormes presque aussi grosses que lui. Lorsqu'il est attaqué, il gonfle ses joues de manière à présenter à l'ennemi les fortes épines qui garnissent ses préopercules ; en même temps il fait entendre un grondement. Le *Cottus bubalis* est carnivore. L'estomac est tou-

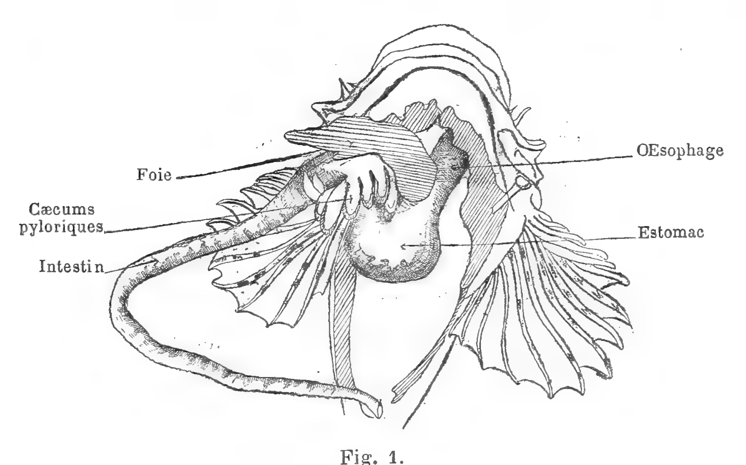


Fig. 1.
Cottus bubalis.

jours rempli de petits Poissons, de Gastéropodes et surtout de Crabes. La présence de Crabes est presque constante dans l'estomac. Ce Poisson semble avoir une préférence marquée pour ces Crustacés. L'intestin renferme en abondance un parasite : *Bothriocephalus punctatus* (Cestodes).

Les tubes pyloriques sont généralement au nombre de sept. Ils sont bien développés ; l'ensemble forme une frange entourant à moitié le duodénum. Ils sont digités, de même couleur que l'intestin dont la teinte rose tranche fortement avec la teinte bleuâtre de l'estomac. L'extrémité inférieure de chaque tube pylorique est entourée d'une marge adipeuse. Chez un individu de 13 à 15 centimètres de longueur, la longueur des tubes atteint 12 millimètres environ. Chaque tube débouche séparément dans l'intestin.

Action du macéré de tubes pyloriques sur la fibrine. — Le macéré chloroformé a digéré la fibrine. On a constaté la présence des peptones par la réaction du biuret. Le milieu est neutre. Dans une expérience, au bout de quatre heures de contact, à 20 degrés, la fibrine a été dissoute.

En traitant les tubes pyloriques par l'alcool fort et leur résidu par l'eau chloroformée, on a obtenu une liqueur qui a digéré rapidement la fibrine.

Action sur l'amidon cuit. — Le macéré ainsi que la dissolution aqueuse de ferment ont saccharifié l'amidon cuit. Emploi d'un tube témoin qui n'a pas réduit. Essai préalable du macéré : il ne renferme pas de glucose.

Action sur le saccharose. — Le macéré n'a pas hydraté la solution de sucre candi. Au bout de vingt-quatre heures, à la température du laboratoire, il n'y a pas formation de glucose.

Action sur les corps gras. — L'huile d'olive neutre et la solution éthérée de beurre ne sont pas saponifiées. On n'observe pas d'émulsion.

3° *Expériences sur* Mugil chelo. — Le régime de ces Poissons est herbivore. L'intestin est très long.

Action du macéré de tubes pyloriques sur la fibrine. — Dans une expérience, on sacrifie quatre-vingt-deux individus. Le macéré chloroformé ne digère pas la fibrine. Au bout de dix-sept heures de contact, à la température de 11 degrés, la fibrine n'est pas attaquée. Mais les Poissons ayant séjourné pendant six heures environ dans l'aquarium sans prendre aucune nourriture, on peut admettre que la sécrétion du ferment ait été suspendue.

Dans deux autres expériences faites sur des animaux en pleine digestion, la fibrine est restée intacte.

Le macéré de tubes pyloriques est neutre au tournesol.

L'absence de ferment protéo-hydrolytique est ici en rapport avec le régime de l'animal, qui est herbivore.

Recherche de la mucine dans les tubes pyloriques. — Les tubes sont

incisés et triturés avec de l'eau de chaux qui dissout la mucine. On filtre. Le filtratum précipite abondamment par l'acide acétique.

Le macéré fluoré hydrate l'amidon cuit; il est sans action sur les corps gras neutres.



Fig. 2.

Tube digestif de *Motella mustela.*

F, foie ; E, estomac ; T, tubes pyloriques ; I, intestin ; R, rectum.

4° *Expériences sur* Motella mustela (Motelle à cinq barbillons).

Dans cette espèce, les tubes pyloriques sont peu développés ; ils sont disposés en trois petits paquets. L'intestin grêle est verdâtre et débouche sur le côté dans un rectum court, de diamètre quatre fois plus grand que celui du duodénum.

La fibrine est digérée et l'amidon est saccharifié.

Les corps gras ne sont pas attaqués.

Le macéré est neutre au tournesol.

Krukenberg est arrivé aux mêmes résultats en opérant sur *Motella tricirrhata* (Motelle à trois barbillons).

5° *Expériences sur* Cyclopterus lumpus (Gros Mollet, Lièvre de mer, Gros Seigneur).

Ce Poisson est assez rare à Roscoff.

Dans un spécimen, j'ai compté cinquante-quatre cæcums de 10 centimètres environ de longueur, disposés par groupes de trois, cinq ou huit.

Les intervalles des tubes pyloriques sont remplis par une trame conjonctive et vasculaire. On enlève soigneusement ce tissu interstitiel. L'estomac est rempli de *Cydippe* et de *Beroë* (Cténophores).

Le macéré de tubes pyloriques est neutre au tournesol; il mousse beaucoup par l'agitation. Il est sans action sur la solution éthérée de beurre.

Au bout de cinq heures de contact, à 30 degrés, l'amidon cuit a été saccharifié. Le tube témoin n'accuse pas de réduction.

6° *Expériences sur* Lota molva, Lingue ou Julienne (Gadidés).

Dans cette espèce, le nombre des tubes pyloriques est très variable. Chez un individu, j'ai compté quarante-quatre cæcums; chez un autre, ce nombre a atteint seulement trente-deux. L'intervalle des tubes pyloriques est rempli par une trame conjonctive où courent de nombreux vaisseaux. Cette espèce se nourrit de Crustacés et de Poissons. Le macéré chloroformé n'a pas digéré la fibrine. Au bout de vingt-quatre heures de contact, la fibrine est restée intacte. Le milieu est neutre. Le macéré fluoré a saccharifié l'amidon cuit.

Les corps gras, ainsi que le salol, n'ont pas été saponifiés.

7° *Expériences sur* Gadus luscus, Gade Tacaud, appelé *Moulet* à Roscoff. Ce Poisson est très commun dans la Manche. On le pêche au large, à la ligne.

Les tubes pyloriques sont détachés du duodénum et immédiatement plongés dans l'alcool à 90 degrés. La pulpe est mise en contact

avec un grand volume d'alcool; la masse est placée entre des doubles de papier-filtre. Lorsque l'alcool est à peu près entièrement évaporé, on traite par l'eau chloroformée. Cette dissolution aqueuse de ferments a digéré rapidement la fibrine en milieu neutre. Mais la digestion a été bien plus rapide après addition de quelques gouttes d'une solution étendue de carbonate de soude. Le ferment protéo-hydrolytique est donc analogue à la trypsine. La réaction de Piotrowski a accusé la présence des peptones.

Le Gade Tacaud est carnivore; l'estomac est souvent rempli de Lançons (Ammodytes), de Crabes.

L'amidon a été saccharifié.

Ici encore le nombre des tubes pyloriques est très variable.

Chez trois individus, j'ai compté cinquante-quatre, soixante-huit, cinquante-cinq tubes pyloriques. Leur disposition est la même que chez *Merlangus pollachius*.

M. Raphaël Blanchard a également constaté que le suc des tubes pyloriques de *Gadus luscus* digère l'amidon et la fibrine (fibrine gélifiée par 2 ou 3 pour 100 de HCl). D'ailleurs, ce savant a reconnu cette double propriété dans le suc des tubes pyloriques des genres *Alosa*, *Merlucius*, *Trigla*, *Trachinus*, *Trachurus*, *Zeus* (Travail du laboratoire de physiologie maritime du Havre).

8° *Expériences sur* Rhombus maximus (Turbot).

Le Turbot est très vorace. Sa nourriture consiste surtout en petits Poissons et en Crustacés. Sa bouche est très dilatable, ce qui lui permet d'avaler de grosses proies. Son habitat est les fonds sablonneux. On le pêche habituellement avec des lignes de fond.

Les deux appendices pyloriques sont gros et très courts.

Action du macéré chloroformé sur la fibrine. — Il y a eu digestion. On a constaté la formation de peptones. Le milieu était neutre au tournesol.

J'ai examiné l'action du macéré d'intestin sur la fibrine. Pas de digestion. Ici encore les tubes pyloriques sont pourvus d'un pouvoir protéo-hydrolytique spécial.

Les corps gras neutres n'ont pas été émulsionnés ni saponifiés.

Nous n'avons pas essayé l'action sur l'amidon cuit, n'ayant pas suffisamment de macération.

9° *Expériences sur* Lophius piscatorius (Baudroie).

Ce Poisson est d'une extrême voracité. Sa bouche est énorme, très largement fendue. L'estomac, fort développé, peut renfermer de grosses proies. Chez un individu, j'ai retiré de l'estomac un *Merlangus pollachius* mesurant 35 centimètres de longueur.

Dans l'estomac d'une autre Baudroie, j'ai constaté la présence de deux *Octopus* (Poulpe) de fortes dimensions.

On compte deux tubes pyloriques, gros, courts, d'inégale longueur, ayant un diamètre égal à celui de l'intestin moyen et communiquant largement avec lui. Chez un individu mesurant $1^m,20$ de longueur, l'un des tubes pyloriques mesurait 7 centimètres, l'autre 4 centimètres de longueur. La paroi externe est formée par une tunique épaisse, blanche, de consistance cartilagineuse. La surface interne est tapissée par une muqueuse rosée présentant de nombreuses crêtes comme la muqueuse de l'intestin moyen.

Ces deux appendices contiennent un liquide jaunâtre, filant, visqueux, neutre au tournesol. Krukenberg avait déjà remarqué la neutralité du suc des cæcums.

Action du macéré de tubes pyloriques sur la fibrine. — Le macéré chloroformé est sans action sur la fibrine. L'addition de carbonate de soude n'a pas favorisé cette digestion, de même que la température de l'étuve. Le macéré d'intestin nous a donné les mêmes résultats négatifs. On doit en conclure que, chez la Baudroie, la digestion des albuminoïdes se fait entièrement dans l'estomac. En revanche, l'amidon cuit est saccharifié avec une grande rapidité. Les corps gras neutres ne sont pas attaqués.

10° *Expériences sur* Pagellus centrodontus.

Ce Poisson est appelé *Gros Yeux* sur le marché de Paris, *Rousseau* sur les côtes de la Vendée, *Pilonneau* à la Rochelle. Il porte une tache bien marquée à l'origine de la ligne latérale. Dans le courant de l'été,

lorsqu'il a acquis une longueur de 10 à 12 centimètres, ce Poisson apparaît en quantité même au milieu des ports. Sa nourriture consiste en substances animales et herbes marines. On le capture à la ligne, il mord à tout appât.

Il y a quatre cæcums, gros et courts, d'un diamètre égal à celui du duodénum. Dans la plupart des cas, l'estomac renfermait de nombreux débris d'algues.

Le macéré est acide au tournesol. Au bout de seize heures de contact, à 40 degrés, la fibrine est à peine attaquée.

L'amidon cuit a été saccharifié.

11° *Expériences sur* Serranus cabrilla (Percidés).

Le régime est essentiellement carnivore. Cette espèce habite tout le bassin de la Méditerranée. On la trouve dans l'Océan ; elle s'avance assez loin dans la Manche, et elle a été prise accidentellement à l'embouchure de la Somme. Assez rare à Roscoff. J'ai compté huit appendices pyloriques. Em. Moreau (*Traité d'ichthyologie française*) n'en cite que trois. On trouve, dans le tissu interstitiel, de nombreux Nématodes.

Le macéré chloroformé n'a pas digéré la fibrine.

Krukenberg est arrivé au même résultat chez une espèce de la même famille : *Perca fluviatilis*.

Pas d'émulsion ni de saponification des corps gras

Le petit nombre d'individus que nous avons eus à notre disposition nous a empêché d'étudier l'action du macéré sur l'amidon hydraté.

12° *Expériences sur* Trutta fario. — La Truite est d'une très grande voracité. Lorsqu'elle est jeune, elle fait la chasse aux Vers, aux Insectes et à leurs larves. Plus âgée, elle s'attaque aux Poissons et à leurs œufs. La Truite se nourrit aussi d'Éphémères, de Phryganes, qu'elle saisit habilement lorsque ces insectes effleurent la surface de l'eau. J'ai assez souvent constaté la présence de tubes de Phryganes, de Planorbes, de Lymnées, de Vers, dans l'estomac.

L'humeur de ce Poisson est farouche et sa prudence est extrême ; aussi sa pêche est-elle difficile. Cette pêche exige, pour être fruc-

tueuse, certaines conditions climatériques. Avec le vent d'est, la Truite ne se prend pas facilement. Le moment le plus favorable est pendant et après les pluies douces, sans trop de vent. Pendant le jour, elle se cache sous les pierres et les rochers qui surplombent le long de la berge, ou dans des fosses plus ou moins profondes. Toujours aux aguets, elle veille attentivement à ce qui se passe autour d'elle. Lorsque la proie est à sa portée, la Truite se précipite sur elle par quelques coups vigoureux de la nageoire caudale et la déglutit.

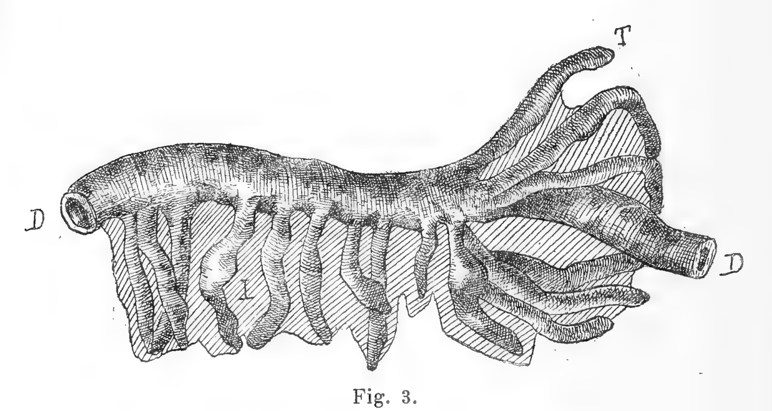


Fig. 3.

Tubes pyloriques de *Trutta fario.*

D, duodénum ; T, tube pylorique ; I, tissu interstitiel.

Les tubes pyloriques sont au nombre de trente environ, disposés en deux séries longitudinales sur le duodénum. Cette disposition rappelle celle que l'on observe chez *Lota molva.* Les interstices des cæcums sont remplis par une trame conjonctive, dans laquelle Legouis a signalé du pancréas disséminé.

Immédiatement après la pêche, les tubes pyloriques sont détachés du duodénum et plongés dans l'alcool à 95 degrés.

A la rentrée au laboratoire, les tubes sont débarrassés de la trame interstitielle qui les unit et qui renferme le pancréas. Cette opération est nécessaire ; sinon, on introduit une cause d'erreur dans les expériences. Les tubes pyloriques sont ensuite réduits à l'état de

pulpe, qu'on traite par une grande quantité d'alcool à 95 degrés. Après un contact prolongé, la masse est placée entre des doubles de papier-filtre. Lorsque tout l'alcool est à peu près évaporé, on délaye la pulpe dans l'eau chloroformée, qui dissout les enzymes.

Action sur la fibrine. — La dissolution aqueuse est placée dans trois tubes à essai A, B, C.

Tube A. — On ajoute un fragment de fibrine de sang de porc. Le milieu est neutre. On porte à l'étuve à 35-40 degrés. Au bout de six heures, la fibrine a disparu.

Le produit de la digestion est porté à l'ébullition après addition de C^2H^3O,OH. Le liquide filtré ne précipite plus par l'acide nitrique à froid, le ferrocyanure de potassium acétique, l'acétate de cuivre ; il est exempt d'albumine. Cette constatation est faite à part, sur une partie du liquide filtré. Le liquide, exempt d'albumine, est neutralisé par quelques gouttes de NaOH. On y a dévoilé la présence de peptones par la réaction du biuret.

Tube B. — On répète la même expérience en ajoutant au liquide quelques gouttes d'une solution étendue de carbonate de soude (cette solution est obtenue en étendant à 1000 centimètres cubes 25 centimètres cubes d'une solution saturée de carbonate alcalin).

La digestion est plus rapide que dans le tube A. Le ferment protéo-hydrolytique se comporte donc comme la trypsine. D'ailleurs, le mode d'action est le même : la fibrine est désagrégée, réduite en fragments granuleux et ne se gonfle pas comme avec la pepsine. Ce dernier ferment n'agit pas en milieu alcalin, ni même neutre.

Tube C. — La dissolution aqueuse est bouillie. La fibrine n'est pas digérée. L'enzyme a été détruit.

Ces trois expériences démontrent la présence d'un ferment soluble, analogue, sinon identique, à la trypsine dans les tubes pyloriques de *Trutta fario*.

Nous avons expérimenté sur le tissu interstitiel renfermant le pancréas. La digestion de la fibrine a été plus rapide que dans le cas des tubes pyloriques.

Action sur l'amidon hydraté et sur les corps gras. — L'amidon est saccharifié ; les corps gras ne sont pas décomposés.

Action de la tyrosinase sur les produits de la digestion trypsique chez Trutta fario. — MM. Em. Bourquelot et G. Bertrand ont constaté, chez un grand nombre de champignons, l'existence d'un ferment soluble *oxydant :* la *tyrosinase*. Ce ferment se rencontre encore dans les tubercules du dahlia et de la pomme de terre, dans les racines de betterave. Parmi les basidiomycètes, le genre *Russula* (*R. delica*) est surtout riche en oxydase. C'est lui qui a été utilisé par M. Bourquelot pour caractériser les solutions de tyrosine. Cette nouvelle réaction de la tyrosine a été mise à profit par M. V. Harlay, pour différencier les produits des digestions trypsique et pepsique [1].

Sous l'influence de l'oxydase, l'oxygène atmosphérique se fixe sur la tyrosine qui s'oxyde et prend une coloration d'abord rouge, qui vire ensuite au brun et au noir, au bout d'un temps plus ou moins long. Or, on sait que, dans l'action prolongée de la trypsine sur les albuminoïdes, il y a mise en liberté du noyau aromatique : *tyrosine*. Si donc, à ce moment, on ajoute du ferment oxydant (macéré glycériné de *Russula delica*), on doit obtenir la coloration *rouge-noire*. Cette formation de tyrosine dans la digestion trypsique est indépendante de toute intervention microbienne ; elle s'effectue, en effet, dans un milieu chloroformé.

La tyrosine produite est une *amide acide*, c'est de l'*acide para-oxyphényl-amido-proprionique* ($C^9H^{11}AzO^3$). On la rencontre dans la rate, les poumons, le sang des veines sus-hépatiques, le pancréas. Elle existe dans la Cochenille (*Coccus Cacti*), dans le bouillon de levure de bière, dans le jus de betterave.

[Dans ces dernières années, on a signalé l'existence d'oxydases chez les animaux. MM. Abelous et Biarnès ont découvert un ferment oxydant dans l'hémolymphe, le foie, les branchies, les muscles, les organes génitaux d'*Astacus fluviatilis*. Les mêmes auteurs ont re-

[1] V. Harlay, *Journal de pharmacie et de chimie*, 1er mars 1899.

trouvé cette oxydase dans la lymphe de la Langouste : *Palinurus vulgaris* [1]. M. Portier a observé que le sang des Mammifères renfermait une oxydase localisée dans le leucocyte [2].]

Nous avons caractérisé la tyrosine à l'aide de l'oxydase dans les produits ultimes de la digestion de la fibrine par le suc des tubes pyloriques, chez *Trutta fario*.

Le macéré de *Russula delica,* que j'ai employé, m'a été fourni par M. le professeur Bourquelot; qu'il me permette de lui adresser ici tous mes remerciements.

Lorsque, dans les expériences précédentes, la fibrine a complètement disparu et que le liquide filtré ne précipite plus à froid par AzO^3H, on ajoute au produit quelques gouttes de macéré glycériné de *Russula delica.* Le milieu est maintenu aseptique par l'addition de quelques gouttes de C^2HCl^3. Dans tous les cas, il s'est manifesté une coloration rose, qui a viré au brun, puis au noir. Le ferment actif qui a digéré la fibrine est donc bien la trypsine.

Mais, dans tous ces essais, il est nécessaire d'employer un tube témoin.

Tube témoin. — La dissolution aqueuse de ferment est portée à l'ébullition : la trypsine est détruite. On ajoute quelques gouttes de chloroforme. La présence de la tyrosine, dans ces conditions, ne peut pas être attribuée à la digestion trypsique. Si le liquide prend la coloration rouge-noire, la tyrosine préexiste donc dans les tubes pyloriques. Dans la plupart des cas, j'ai obtenu des résultats négatifs; le tube témoin n'a pas donné la réaction colorée.

Conclusions. — Il résulte de l'ensemble des expériences précédentes que les tubes pyloriques jouent, chez les espèces étudiées, un rôle actif dans les phénomènes de la digestion. Presque toujours, leur suc digère la fibrine, et le ferment protéo-hydrolytique se comporte comme la trypsine. L'amidon est saccharifié. L'inuline et le saccharose ne sont pas attaqués. Ces propriétés diastasiques rap-

[1] *Comptes rendus de la Société de biologie,* 20 février 1897.
[2] *Comptes rendus de la Société de biologie*, 23 avril 1898.

prochent le suc des tubes pyloriques du suc pancréatique. Mais les cæcums pyloriques sont dépourvus du pouvoir lipasique. Or, on sait que le dédoublement des corps gras est caractéristique du pancréas. Physiologiquement, les appendices pyloriques ne sont pas les homologues du pancréas, mais ils complètent en partie son action sur les aliments. Ils apportent un excédent de ferments dans le tube intestinal. Chez les Cyprinidés, qui sont dépourvus de ces formations, l'intestin sécrète de la trypsine sur toute sa longueur; au contraire, chez la plupart des espèces à tubes pyloriques que j'ai étudiées, cette sécrétion est localisée dans les tubes pyloriques.

L'opinion de Vogt, Yung et Wiedersheim, ne doit pas être admise. Les cæcums pyloriques ne remplacent pas le repli spiral des Sélaciens et des Ganoïdes dont l'unique but est d'augmenter la surface absorbante, et qui ne prend pas part à la sécrétion des sucs digestifs.

Le rôle absorbant des tubes pyloriques est minime. Les aliments y pénètrent en très petite quantité.

Le mucus abondant qu'ils sécrètent favorise le glissement du chyme dans l'intestin.

SUR DEUX NÉOMÉNIENS NOUVEAUX

DE LA MÉDITERRANÉE

PAR

G. PRUVOT

Professeur à l'Université de Grenoble.

I

STYLOMENIA SALVATORI, n. g., n. sp.

Au cours d'une visite au laboratoire Arago, le 5 juin 1898, S. A. I. l'archiduc Louis-Salvator d'Autriche, examinant dans l'aquarium réservé aux recherches le contenu d'un bac où des touffes d'Hydraires et de Bryozoaires ramenées par le chalut avaient été déposées pour permettre d'y rechercher à loisir les petits animaux, et en particulier les Néoméniens, qui en font leur séjour de prédilection, découvrit au milieu des débris et me signala la présence de deux de ces derniers animaux. Capturés aussitôt et examinés après son départ, l'un d'eux fut reconnu pour une *Rhopalomenia* (anc. *Proneomenia*) *aglaopheniæ* Kow. et Mar., manifestement chassée d'une souche d'*Aglaophenia myriophyllum* qui se trouvait dans le voisinage par le commencement d'altération de l'eau qui force les animaux à se manifester en sortant de leurs retraites; l'autre, qui fait l'objet du présent travail, était un type nouveau. Je prie S. A., puisqu'Elle est le premier savant dont cette espèce ait attiré les regards, de donner en en acceptant la dédicace un nouveau témoignage de l'intérêt éclairé qu'Elle porte à toutes les sciences, en particulier à la zoologie.

Extérieur : paroi du corps. — Le corps du seul individu rencontré

jusqu'ici a 8 millimètres de long sur 1 millimètre à peine de large à l'état d'extension (indice de longueur[1] = 8). Il est légèrement fusiforme avec une extrémité caudale très acuminée. Mais il est extrêmement contractible et susceptible de se raccourcir de plus de moitié; il prend alors une forme presque globuleuse. La figure 1 le montre sous ses différents aspects, à un grossissement uniforme de quatre fois.

C'est un animal relativement agile qui rampe d'un mouvement insensible sans contractions apparentes, rappelant ainsi une Planaire ou une Némerte, et la ressemblance est augmentée par la grande mollesse du corps qui peut se contourner et se replier de toutes façons. Il paraît mener une existence vagabonde, sans être lié, comme beaucoup d'autres espèces, à un support animal ou végétal déterminé.

L'extrémité céphalique et l'extrémité caudale sont d'un blanc pur accentué par les reflets argentés qui sont dus à la couche des spicules; mais, dans la région moyenne, le tube digestif, qui transparaît à travers le tégument mince, lui communique une légère coloration jaunâtre.

La bouche est petite, à bourrelets labiaux peu épais, et surmontée d'un bouton tactile couvert de spicules qui ne paraissent pas différer de ceux du voisinage.

La fossette pédieuse est grande et presque toujours dévaginée quand l'animal n'est pas inquiété, soit en marche (fig. 1, *a*), soit au repos (*b*); ses forts cils très saillants et qu'on voit battre d'avant en arrière doivent jouer un rôle, le principal peut-être, dans la locomotion.

Une fossette sensitive caudale apparaît comme un petit point tout près de l'extrémité du corps.

Il n'existe pas de carène dorsale, à peine une petite apparence de ligne au point de convergence des spicules sur la ligne médiane.

Les spicules sont très petits dans la région de la bouche et de la

[1] Simroth désigne sous ce nom (*Längenindex*) le rapport de la longueur totale au diamètre du corps dans la région moyenne.

fossette pédieuse. Tout au sommet on les voit dressés et arqués comme ceux que j'ai figurés à la même place chez les *Paramenia* et les *Proneomenia*[1]. Sur le reste du corps, le revêtement spiculaire est uniforme. Il se compose de :

1° De chaque côté du sillon pédieux une rangée unique de spicules plats, aliformes, de 55 μ de longueur en moyenne, épaissis à leur base d'insertion et se recouvrant d'avant en arrière (fig. 2 et 3, *a*).

2° Un revêtement continu sur tout le corps de spicules en forme de disque rappelant les écailles cycloïdes des poissons, un peu épaissis également à leur bord d'insertion et imbriqués (fig. 2 et 3, *b*); ils ne varient que dans leur taille qui est comprise entre 13 μ et 25 μ.

3° Epars çà et là au milieu des précédents, un certain nombre de spicules (fig. 3, *c*) beaucoup plus grands (ayant jusqu'à près de $0^{mm},1$ de long), en forme de palettes à manche court et arrondi. Ils sont couchés sur les précédents. J'ai été frappé de voir au premier examen que leur point d'attache semblait correspondre toujours exactement au centre d'un de ceux-ci, comme cela est indiqué sur la figure 3, en *c*. Le fait peut provenir de ce que les grands spicules se dégageraient de la cuticule sous-jacente dans l'angle formé par les bords convexes de deux spicules discoïdes voisins, angle qui, en raison de leur imbrication à peu près régulière en quinconce, correspondrait au milieu d'un spicule de la rangée supérieure. Les spicules en palette seraient alors distincts des spicules discoïdes et passeraient en dessous d'eux. C'est l'idée la plus vraisemblable. Mais il se pourrait aussi qu'ils en fissent partie intégrante, insérés au milieu de leur surface libre, comme les tiges recourbées des petits spicules en pelle de la *Macellomenia palifera*. J'avais malheureusement ajourné l'examen plus attentif de leurs rapports et quand j'ai voulu y revenir le liquide où était conservé à cette intention un fragment de tégument avait dû s'altérer, et toute trace de spicules avait disparu.

[1] G. Pruvot, *Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 2e sér., t. IX, 1891, pl. XXXI, fig. 82 et 84).

L'épiderme, qui est assez épais et montre plusieurs couches de cellules dans la région supérieure du corps, devient mince, a une seule couche de cellules, dans la région moyenne, sans présenter jamais de soulèvements en papilles intracuticulaires, et la cuticule qui le surmonte et qui se montre après décalcification comme déchiquetée par des encoches correspondant à l'implantation des spicules (fig. 6, *q*) ne dépasse guère 5 à 6 μ d'épaisseur, ce qui permet les variations caractéristiques dans la forme et les dimensions du corps à l'état vivant. Il est doublé d'une couche musculaire circulaire à peu près aussi épaisse que lui-même, puis de fibres longitudinales moins développées, presque absentes dans la région dorsale, mais augmentant à mesure qu'on s'avance vers la face ventrale des deux côtés de laquelle elles forment, tout contre le sillon pédieux, un muscle longitudinal ventral mal limité.

Le soc pédieux et les glandules qui l'accompagnent présentent une réduction marquée. Il n'y a pas de replis épidermiques latéraux contre le pied. Le soc pédieux dans la région moyenne du corps (fig. 6, *p*) forme un petit bourrelet cilié, arrondi et non triangulaire, de $0^{mm},02$ de hauteur seulement; on ne peut reconnaître sur les coupes, en dedans de lui, ni la sangle musculaire qui limite sa base chez d'autres espèces, ni le sinus sanguin ventral, distinct du reste de la cavité générale.

Les glandules pédieuses sont représentées par des bouquets de petites cellules glandulaires (fig. 6, *h*), à peine plus volumineuses que les cellules épidermiques, répandues sans ordre apparent dans tout l'intervalle entre les deux cordons nerveux pédieux. Ces cellules semblent converger vers le sillon ventral, des deux côtés du pied où elles s'ouvrent probablement au dehors à la manière ordinaire; mais je n'ai pas réussi à leur voir de prolongements pénétrant entre les cellules épidermiques.

En bas, le sillon ventral s'atténue peu à peu, le soc pédieux s'étale, perd ses glandules et se confond avec le tégument voisin; mais avec un peu d'attention on le reconnaît sur les coupes (fig. 21, *p*), jusqu'à

une faible distance du cloaque, à la petite bande de cils qui a persisté. Du côté de la tête, au contraire, le sillon ventral devient de mieux en mieux marqué, et le repli pédieux un peu plus fort se continue jusqu'à l'orifice de la fossette pédieuse.

La fossette pédieuse (fig. 4, *f*), volumineuse, est restée largement et régulièrement dilatée au moment de la mort. Quoique les coupes transversales ne soient pas très favorables pour son étude, on reconnaît aisément qu'elle présente deux régions différentes, une inférieure allant de la partie la plus déclive de la fossette jusqu'à la limite inférieure de son orifice, et une supérieure. La région inférieure a une section en huit de chiffre, par suite de la saillie dans sa lumière d'un soulèvement dorsal de l'épithélium et d'un bourrelet ventral plus fort qui s'arrête à l'orifice. Son revêtement épithélial est même faiblement bilobé en bas, comme on peut le voir, sous forme de deux îlots cellulaires isolés au-dessus du pied, sur la coupe de la figure 7, qui l'a effleuré tangentiellement. Il est doublé d'une forte couche musculaire où dominent les fibres transversales et qui se continue sur les côtés avec le revêtement musculaire général du corps. La paroi est formée d'une couche régulière de hautes cellules cylindriques à noyaux allongés et portant des cils vibratiles très longs. Il ne paraît pas y avoir de cellules glandulaires débouchant dans cette région. La région supérieure ne présente pas de doublure musculaire, mais montre à sa place les conduits nombreux des lobes de la glande suprapédieuse qui sont répandus dans tous les interstices des organes de la région céphalique. La paroi est encore constituée fondamentalement par les mêmes hautes cellules ciliées que précédemment, mais elles sont ici comprimées et refoulées irrégulièrement en tous sens par les canalicules glandulaires qui occupent la majeure partie de la paroi, surtout en haut et sur les côtés.

La sécrétion de la glande suprapédieuse, au moment où l'animal a été tué, était modérément active. On ne trouve pas de mucus dans la fossette pédieuse ; tout le mucus est enfermé dans les cellules sécrétantes ou dans leurs conduits ; ceux-ci sont souvent extrêmement

dilatés, au point d'atteindre le diamètre des cellules elles-mêmes, mais ils paraissent toujours se continuer sans déchirure jusqu'à l'extérieur. Il n'y a donc pas ici rupture des éléments et issue du mucus dans leurs interstices, comme je l'ai indiqué chez d'autres espèces dans mon premier travail [1]. Wirén a trouvé, chez les types qu'il a examinés à ce point de vue et qui appartiennent au genre *Neomenia* [2], que la sécrétion est toujours endiguée et que son issue se fait toujours par les canalicules des cellules. C'est aussi le cas ici, seulement avec une forte dilatation des canaux que Wirén n'a pas rencontrée. Mais en examinant à nouveau mes anciennes préparations, je suis obligé de persister dans ma première opinion, que le mucus peut s'échapper par effraction des éléments qui lui ont donné naissance quand il est produit trop rapidement et en trop grande abondance. A moins, ce qui n'est pas impossible, qu'il n'y ait eu là rupture accidentelle, éclatement des canalicules au moment de la fixation de l'animal. Je crois pourtant plus vraisemblable qu'il y a des degrés différents en rapport avec l'activité de la sécrétion. Au premier degré les canalicules suffisent à l'évacuation, même sans être dilatés sensiblement. C'est ce qu'a observé Wirén et ce que je vois également chez l'espèce qui sera décrite à la suite de celle-ci. Au deuxième degré, les cellules sont plus distendues, leurs prolongements aussi, mais il n'y a pas encore de rupture ; les canalicules suffisent toujours à l'écoulement du mucus. Enfin, au troisième degré, quand il y a production trop abondante, les cellules distendues sont rompues, le mucus s'accumule au dehors en masses qui se frayent un chemin à travers leurs débris et vient déboucher dans la fossette aux mêmes endroits que précédemment, par les orifices restants des canalicules éclatés. Il est probable que chez certaines espèces, la production du mucus n'atteint jamais assez d'intensité pour arriver à ce troisième degré.

[1] G. Pruvot, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 2e sér., t. IX, p. 737.

[2] A. Wirén, *Studien über die Solenogastren. II.* (*Kongl. Svensk. Vet.-Akad. Handling.*, t. XXV, 1892, p. 28.)

Tube digestif. — La fente buccale, qui va du voisinage de l'extrémité supérieure du corps jusqu'à une faible distance de la fossette pédieuse, est limitée latéralement par deux bourrelets labiaux assez épais contre lesquels s'arrête, en dehors, la cuticule spiculigère. Mais ces deux bourrelets latéraux ne règnent pas sur toute la hauteur de la fente ; d'abord, unis au-dessus d'elle sur la ligne médiane, ils divergent ensuite pour l'embrasser latéralement, puis vers le milieu de sa hauteur, ils se portent en arrière et en dedans, se rapprochent l'un de l'autre et finissent par s'unir de nouveau sur la ligne médiane en un fort repli transversal, qui divise la cavité buccale en deux chambres superposées indépendantes, une chambre inférieure plus petite, au fond de laquelle s'ouvre le pharynx (fig. 4, *ph*), qui est ainsi déterminée comme la véritable *cavité buccale*, et un *vestibule* supérieur *v*. La figure 5 représente une coupe transversale passant par la partie inférieure du vestibule ; elle montre vers son centre deux petits îlots cellulaires *e* qui appartiennent au bord supérieur du repli formé par l'union des deux bourrelets, celui-ci ayant été simplement effleuré par le rasoir. A la coupe suivante, les deux îlots *e* se montrent réunis entre eux, et, deux coupes plus bas, la cloison qui résulte de leur fusion se réunit de chaque côté aux deux bourrelets labiaux, qui sont toujours reconnaissables à leur revêtement cilié. Les bourrelets labiaux sont formés de hautes cellules épithéliales à noyaux allongés et fortement ciliées. De la sorte, le pourtour de l'orifice atrial est limité partout par une large bande ininterrompue de cils vibratiles.

A l'intérieur, la cavité du vestibule est entièrement tapissée de *cirrhes* assez longs, serrés les uns contre les autres (fig. 5, *t*), formés seulement de cellules cubiques et dépourvues de cils.

En dehors, contre l'épithélium, sont appliqués, en nombre assez considérable pour lui former une doublure presque continue, de petits amas cellulaires arrondis, quelque peu inégaux (fig. 5, *o*). Les cellules qui les forment, rondes, à noyaux relativement volumineux, n'ont aucun caractère glandulaire. Dans les plus volumineux ou dans

ceux qui sont intéressés par la section juste en leur milieu, elles se montrent groupées à la périphérie autour d'une masse centrale de structure fibrillaire. De beaucoup de ces amas, on voit partir de fines fibrilles qu'on peut suivre plus ou moins loin dans l'épaisseur des cirrhes. Enfin, pour un certain nombre d'entre eux, j'ai pu reconnaître une continuité directe avec des ramifications des nerfs issus du cerveau. Je ne doute guère qu'il en soit de même pour tous et que nous soyons là en présence d'un revêtement de petits ganglions nerveux qui recouvrent tout le vestibule buccal et qui doivent communiquer à ses cirrhes une grande sensibilité. J'ai signalé déjà la même chose chez la *Paramenia impexa*[1] et Thiele a indiqué à la même place chez les *Proneomenia neapolitana* et *vagans*[2] de nombreux amas cellulaires qu'il regarde également comme étant de nature nerveuse.

La cavité buccale proprement dite, située au-dessous, est plus petite et vaguement rectangulaire ; sa paroi est plissée en un certain nombre de plissements longitudinaux qui s'avancent presque jusqu'au centre. J'en constate d'abord trois appartenant à la paroi supérieure et dorsale, dont le médian, qui est le plus fort, se divise inférieurement en deux ; puis, il s'y en ajoute deux latéraux moins saillants et trois encore plus petits sur la face ventrale.

La portion et l'étendue de la cavité buccale sont indiquées sur la figure 4 ; mais sa véritable forme ne peut être reconnue sur cette figure qui représente la cavité sectionnée en long, dans le même sens que les plis de la paroi. L'enfoncement en entonnoir qui semble continuer celui du vestibule buccal appartient au tégument général invaginé avec sa cuticule et ses spicules; la véritable bouche est l'orifice rétréci qui se trouve au fond, et la cavité buccale proprement dite s'étend de cet orifice jusqu'au petit cul-de-sac dorsal qui appartient au commencement du pharynx. La cavité buccale paraît ici étroite et comme tubuleuse, parce que le plan de la section passe

[1] G. Pruvot, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1891, p. 756, fig. 66.

[2] J. Thiele, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren* (*Zeitsch. f. wissensch. Zoologie*, t, LVIII, 1894, p. 252 et 262, fig. 98).

par le grand pli médian dorsal de sa paroi ; elle se montrerait beaucoup plus spacieuse si la section était supposée faite un peu à droite ou à gauche du plan sagittal, entre deux plis.

L'épithélium buccal est constitué par une couche de cellules peu élevées, non ciliées, mais assez fortement cuticularisées. Il est doublé d'une mince couche musculaire, en dehors de laquelle sont de nombreuses glandules, pour la plupart unicellulaires, mais quelques-unes formées par trois ou quatre cellules accolées. Ce sont de grandes cellules pyriformes, de 20 à 25 μ de diamètre, renfermant un contenu granuleux et tantôt un tantôt deux noyaux volumineux sphériques et clairs à nucléole central. Leurs prolongements effilés s'insinuent entre les fibres musculaires et débouchent entre les cellules de l'épithélium.

Le *pharynx*, qui vient ensuite (fig. 4, *ph*), présente à son origine un petit cul-de-sac dorsal, puis descend sous forme d'un tube à paroi mince, légèrement plissée, recouverte d'une très épaisse couche de muscles où dominent les fibres transversales, jusqu'à l'orifice étroit qui le fait communiquer avec l'*œsophage*. Quelques-unes des glandules précédentes l'accompagnent, mais ne paraissent pas s'ouvrir dans sa paroi.

L'armature pharyngienne, qui représente morphologiquement la *radula* des autres Néoméniens, appartient à la partie inférieure du pharynx, quoiqu'elle se prolonge en bas sur une partie qui semblerait devoir appartenir à l'œsophage (fig. 4). Mais il convient de remarquer que la distinction entre le pharynx et l'œsophage, qui est bien marquée du côté dorsal par le gros pli transversal qui les sépare et par la diminution subite d'épaisseur de la couche musculaire (indiquée en pointillé sur la figure 4), est tout à fait indistincte du côté ventral auquel appartient la radula, les deux parois œsophagienne et pharyngienne étant de ce côté la continuation directe l'une de l'autre et le revêtement musculaire se continuant avec la même épaisseur sur la plus grande partie de la région œsophagienne.

La radula est très petite, sa portion dentaire n'occupe en hauteur que six coupes de 0,01 millimètre d'épaisseur. Les coupes transversales ne suffisent pas pour se rendre compte avec une certitude absolue de son mode d'origine et de ses rapports. Quoi qu'il en soit, voici ce que l'examen le plus attentif permet d'y reconnaître, en suivant l'ordre des coupes de bas en haut.

On voit d'abord en avant de l'œsophage un petit cul-de-sac à section circulaire (fig. 8, *u*), formé d'une couche de cellules à noyaux allongés et comprimés, suivant une direction rayonnante ; il est tapissé intérieurement d'une cuticule qui a tous les caractères de la cuticule de l'œsophage, dont elle paraît être la continuation, mince, absolument incolore et transparente. Le cul-de-sac est oblique de bas en haut, se rétrécit légèrement, puis s'ouvre par un petit orifice dans la paroi ventrale de l'œsophage à l'extrémité inférieure d'une gouttière médiane qui remonte le long de la paroi de celui-ci et s'efface en haut au niveau de l'orifice pharyngien. C'est au fond de cette gouttière que font saillie les pointes des denticules ou *stylets* radulaires ; elle est visible sur les figures 7, 9 et 10. Mais le cul-de-sac en question ne se termine pas au niveau de son orifice, il se prolonge en haut tout le long de la région radulaire, formant une petite poche sous-œsophagienne dans laquelle débouchent à son extrémité tout à fait supérieure les deux conduits salivaires (fig. 4 et 9, *cs*). C'est l'épithélium de cette poche qui donne naissance aux stylets radulaires.

A la première coupe, la plus inférieure, qui rencontre la radula (fig. 10), la poche *u* se montre divisée en deux par une rangée de cellules transversales, et la petite chambre postérieure renferme la base d'un stylet *d*, de 28 μ de longueur, qui paraît formé de deux tigelles latérales d'abord écartées, puis convergentes et soudées en une pointe unique. La paroi de la poche sous-œsophagienne est appliquée sur la ligne médiane contre l'épithélium de la paroi de l'œsophage, et au point de contact il se forme un petit orifice fermé en entier par le stylet dont la pointe fait saillie dans la cavité de la gouttière œsophagienne ventrale. La cloison transversale est le fond

d'une petite crypte dont le plancher se raccorde au-dessous avec l'épithélium de la poche sous-œsophagienne et dont le plafond se voit à la coupe suivante sous forme de quelques cellules isolées au milieu de cette poche.

La deuxième coupe ne renferme pas de stylet, et la paroi de la poche sous-œsophagienne y est nettement séparée de l'épithélium œsophagien ; quelques fibres musculaires y sont même interposées.

La troisième coupe (fig. 9) reproduit à peu près l'aspect de la première : de nouveau, une cloison transversale sépare de la poche sous-œsophagienne une petite chambre postérieure occupée par un stylet semblable au premier, mais plus court, et qui comme lui traverse les deux épithéliums accolés de nouveau pour saillir dans l'œsophage. De plus, sur un plan un peu supérieur, on voit deux petites tigelles ou stylets accessoires complètement renfermés dans la crypte.

A la coupe suivante, qui correspond à l'orifice des conduits salivaires dans la poche sous-œsophagienne, on ne voit que deux petites tigelles très fines et aiguës, qui semblent n'être que la partie inférieure détachée par le rasoir d'un troisième stylet qui occupe l'avant-dernière coupe.

Ce troisième stylet que montre la cinquième coupe a la même forme et les mêmes rapports que les deux précédents, et fait, comme eux, saillie par sa pointe dans la gouttière œsophagienne, mais il est encore plus petit.

Enfin, la dernière coupe, la supérieure, qui passe par le sommet de la poche sous-œsophagienne, montre deux très petits stylets arqués se rapprochant par leurs pointes et complètement plongés dans les tissus.

L'épithélium de la poche sous-œsophagienne dans la région radulaire n'a pas le même caractère sur tout son pourtour. Sur la paroi antérieure (en bas sur les figures 9 et 10), les cellules sont relativement hautes et pressées, à noyaux allongés et comprimés, et fortement cuticularisées ; elles passent peu à peu sur les côtés et en arrière à des éléments plus plats et moins serrés, dont la cuticule s'amincit

peu à peu au point de devenir presque indistincte. La substance des stylets diffère beaucoup de cette cuticule; elle est très réfringente, d'un jaune de miel, et partout ses limites sont bien tranchées. Il n'y a guère lieu de douter que les stylets dentaires sont formés non par cuticularisation de leurs cellules matrices, mais par une véritable sécrétion de certains éléments qui représentent des *odontoblastes* et qui appartiennent à la paroi postérieure de la poche sous-œsophagienne.

Il paraîtrait naturel à première vue de regarder la crypte où prend naissance le stylet comme une invagination de la paroi œsophagienne elle-même qui aurait refoulé devant elle la paroi de la poche sous-œsophagienne; celle-ci serait alors étrangère à la production du stylet. Mais alors on devrait trouver sous celui-ci les traces au moins des deux parois, au lieu d'une rangée absolument unique de cellules, comme c'est le cas (fig. 9 et 10). De plus, les cellules du fond de la crypte sont tout à fait différentes par leur taille, par la forme de leurs noyaux et par l'intensité plus grande avec laquelle ils prennent la matière colorante des cellules de l'épithélium œsophagien, tandis qu'elles ressemblent en tout à celles de la poche sous-œsophagienne et qu'elles se continuent directement avec elles. Force est donc de reconnaître que le stylet dentaire est une production de la paroi de la poche sous-œsophagienne, et qu'au lieu de se développer du côté de sa face cuticulaire libre il suit une direction inverse et traverse pour se faire jour au dehors, d'abord cette paroi, puis la paroi œsophagienne elle-même primitivement imperforée. Il est à remarquer aussi que la radula de la *Stylomenia* n'est pas une formation continue, mais une succession de dents indépendantes, naissant chacune dans une crypte spéciale, et que les dents les plus développées sont les plus inférieures, ce qui donnerait à penser que leur ordre d'apparition a lieu ici du haut en bas, à l'inverse de ce qui existe chez les Mollusques et chez les autres Néoméniens. Mais cette dernière assertion aurait besoin d'être appuyée de preuves plus décisives.

En somme, d'après la description qui précède, la formation radu-

laire de notre *Stylomenia* consiste en une série longitudinale de trois stylets chitineux médians, plus deux paires de petites tigelles qui représentent soit l'ébauche de deux autres stylets, soit des stylets avortés, et qui sont placées l'une au-dessus du premier et l'autre entre le premier et le second. Chaque stylet naît dans une petite crypte qui paraît formée par un dédoublement local de la paroi d'une poche sous-œsophagienne dans laquelle débouchent les canaux des glandes salivaires. La petite crypte où naît le stylet doit être d'abord close. Les cellules du fond et peut-être celles des côtés doivent jouer le rôle d'odontoblastes; elles sécrètent d'abord la pointe distale du stylet, puis à mesure que la sécrétion continue, la pointe refoule devant elle l'épithélium de la poche sous-œsophagienne, l'applique plus étroitement contre l'épithélium de l'œsophage, et finit par perforer les deux pour faire saillie dans la cavité œsophagienne. Les trois grands stylets sont tous à cet état de développement; seulement, l'inférieur est plus long et plus fort que le moyen, et celui-ci que le supérieur. Si la paire de tigelles qui est au-dessus de ce dernier représente, comme cela semble probable, une étape du développement, elle prouverait qu'un stylet est formé d'abord de deux parties latérales indépendantes qui se fusionnent en une pointe unique ultérieurement.

Rien ici ne représente un cartilage radulaire, et l'on ne peut guère parler non plus de muscles propres de la radula. Toutefois, parmi les fibres de l'épaisse couche transversale qui double la paroi œsophagienne du côté ventral, et dont la plupart passent comme une sangle au-devant de la poche sous-œsophagienne, un certain nombre s'attachent sur les côtés de cette poche (fig. 9, *mc*), et par leur contraction doivent, en redressant leur courbure, faire saillir davantage les stylets dans l'intérieur de l'œsophage. D'un autre côté, tandis que presque toutes les fibres de la gaîne péri-œsophagienne sont circulaires ou transversales, on en voit, au voisinage du sommet de la radula, quelques-unes prendre une direction longitudinale. Leur nombre augmente rapidement, et elles forment bientôt deux faisceaux (fig. 9, *ml*) appliqués de part et d'autre le long de la gouttière œso-

phagienne et des côtés de la rangée des stylets. Ils se rejoignent en dessous et tendent par leur contraction à soulever les dents et à les rapprocher de l'entrée du pharynx.

Les glandes salivaires, au nombre de deux, sont formées d'un grand nombre de lobules cellulaires compacts, composés chacun d'un assez grand nombre de cellules pyriformes, pourvues d'un gros noyau rond et d'un contenu granuleux. Leurs prolongements qui servent de canalicules excréteurs se dirigent de dehors en dedans et vont s'ouvrir isolément entre les cellules épithéliales des deux ampoules salivaires. Celles-ci (fig. 8 et 10, *gs*) sont sphériques, ont leur paroi composée d'une enveloppe musculaire (fig, 10, *mc*) assez épaisse, dérivée de la couche à fibres circulaires de l'œsophage, qui doit par ses contractions servir à l'expulsion du liquide accumulé dans l'ampoule, et d'un épithélium de petites cellules à noyaux allongés, comprimées entre les canalicules des grosses cellules sécrétantes et ne paraissant pas ciliées. Les ampoules se continuent directement avec les conduits salivaires (fig. 4 et 9, *cs*) cylindriques et courts. Il a été dit plus haut que les deux conduits salivaires débouchent séparément au sommet de la poche sous-œsophagienne, et que celle-ci s'ouvre à son tour dans l'œsophage par un petit orifice percé sur la ligne médiane juste au-dessous du dernier stylet de la radula.

L'*œsophage* ne présente en lui-même rien de particulier; il est court, presque globuleux, tapissé d'une mince cuticule hyaline, et débouche dans l'intestin moyen par un orifice très étroit.

Aucune particularité saillante à signaler non plus en ce qui concerne l'*intestin moyen*; prolongé en un cæcum frontal modérément développé au-dessus de l'orifice œsophagien (fig. 4, *i*) il s'élargit bientôt, au point d'occuper presque toute la cavité du corps, et passe en bas au *rectum* (fig. 11, *r*) en se rétrécissant peu à peu et en perdant progressivement ses éléments glandulaires, d'abord sur les côtés, puis sur la face ventrale elle-même. Quant à la face dorsale, elle est parcourue sur toute la longueur de l'intestin par un bourrelet étroit et saillant dans la lumière, non glandulaire mais richement cilié. Infé-

rieurement, ce bourrelet s'efface, s'étale de plus en plus, et tout le rectum finit par être tapissé d'une couche de cellules uniformément ciliées. Il se continue en s'élargissant avec le *cloaque* qui a la même structure que lui, et est légèrement plissé (fig. 22, *cl*). Le cloaque est entouré, particulièrement sur les côtés et sur la face dorsale, d'un grand nombre de glandules cloacales dont les cellules s'insinuent par leurs pointes entre les éléments de son épithélium, rappelant ainsi à l'extrémité inférieure du corps la structure et la disposition des glandules de la cavité buccale.

Système nerveux. — Le *cerveau* forme une masse unique, à section un peu oblongue, mais sans trace d'une division primitive en deux ganglions cérébroïdes. Supérieurement, ses bords externes se continuent chacun en un petit lobe d'où part un filet nerveux (*nerf buccal interne*) qui se perd dans les petites masses ganglionnaires du fond du vestibule buccal (fig. 5, *o*) les plus rapprochées de la ligne médiane.

De chaque côté, le cordon nerveux pédieux et le cordon latéral émergent d'un même point, de l'angle inféro-dorsal du cerveau. Le *cordon latéral* forme, à une très faible distance du cerveau, un petit ganglion allongé d'où partent en haut, d'un point commun, deux filets nerveux : le plus interne des deux va se distribuer en totalité aux petits ganglions dorsaux des cirrhes vestibulaires, il forme le *nerf buccal moyen;* l'externe est le *nerf buccal externe*, mais avant de se terminer contre les cirrhes les plus latéraux il émet vers le milieu de son trajet un très petit filet, puis un autre un peu plus fort qui se portent transversalement et vont se perdre dans le tégument labial au pourtour de l'orifice buccal.

Le grand tronc latéral est dès son origine recouvert de cellules nerveuses; un peu variqueux au début, il descend ensuite avec un diamètre sensiblement uniforme sans présenter, jusqu'à la région inférieure du corps, de renflements ganglionnaires appréciables. Il n'en est pas de même du *cordon pédieux*. Celui-ci est, au début, étroit et uniquement formé de fibres nerveuses; il représente alors un véritable *connectif cérébro-pédieux* qui contourne l'œsophage et se jette au-

dessous de la fossette pédieuse dans un gros *ganglion pédieux supérieur* (fig. 8, *np*) uni à son congénère par une forte commissure transversale. Au-dessous, le cordon est, partout, recouvert de cellules nerveuses; mais il se renfle, à intervalles assez réguliers, en petits ganglions réunis à ceux de l'autre côté par des commissures transversales; les plus gros de ces ganglions n'atteignent pas le tiers du diamètre du premier ganglion pédieux.

Comme représentant le *stomato-gastrique*, je ne réussis à découvrir, de chaque côté, qu'un petit filet nerveux qui se détache du cerveau à la base même du connectif pédieux, se porte en dedans de lui contre la couche musculaire de l'œsophage et paraît s'y perdre au niveau du sommet de la poche sous-œsophagienne ; il est certain du moins qu'il n'y a pas de ganglions stomato-gastriques plus bas, au niveau ou au-dessous de la radula.

A l'extrémité inférieure du corps, le tronc nerveux latéral est situé juste en arrière de l'organe en cordon (fig. 13, *nl*), envoie quelques filets relativement volumineux au milieu de ses muscles rétracteurs, puis passe en dedans de la portion ascendante de l'oviducte dans l'angle que forme avec elle la vésicule séminale. Il se renfle alors en un petit ganglion qui s'unit à celui du côté opposé par une *commissure post-rectale* (fig. 11, *cd*) dépourvue de cellules nerveuses, juste au-dessous du point de séparation des deux oviductes. Le cordon nerveux se continue au-dessous ; il se renfle à nouveau pour envoyer du côté dorsal un filet qui va à la rencontre d'un filet semblable du côté opposé, et tous deux s'unissent à la base de l'organe sensitif caudal où ils se jettent dans un petit amas cellulaire qui a toute l'apparence d'un petit ganglion médian sur lequel reposent les hautes cellules de l'organe lui-même. Au même niveau, il part du côté antérieur un autre filet qui contourne en dehors l'organe précloacal et l'organe en cordon pour aboutir à un renflement du cordon pédieux situé un peu plus haut. Plus bas encore, un second, puis un troisième connectif, parallèles au précédent, unissent à nouveau le cordon latéral et le cordon pédieux. Cordon latéral et

cordon pédieux paraissent se terminer en pointe un peu au delà, sur les côtés du cloaque.

Appareil génital. — L'individu que j'ai eu entre les mains était, au commencement de juin, sur le point de pondre. Les deux glandes génitales accolées, comme d'habitude, en arrière de l'intestin, renferment des œufs et des spermatozoïdes à tous les degrés de développement. Elles s'ouvrent isolément, chacune par l'intermédiaire d'un conduit large et très court (fig. 11, *gh*), dans le *péricarde* ou *sac ovigère*. Celui-ci est une vaste poche, presque globuleuse (fig. 11 et 13, *pe*), à mince épithélium plat, nulle part cilié, et distendue par les œufs qui la remplissent. Par une exception unique chez les espèces de Néoméniens que j'ai observées, les œufs subissent la maturation à l'intérieur du péricarde; car, chez tous, la vésicule germinative, très volumineuse chez les œufs encore contenus dans la glande génitale, a disparu ; on trouve à sa place, mais près de la paroi (fig. 18), un petit fuseau de division karyokinétique, et l'œuf est entouré d'une membrane vitelline très nette, imperforée, ce qui donne à penser que la fécondation s'effectue dans le péricarde lui-même.

Le *raphé cardiaque*, qui règne sur toute la hauteur de la paroi dorsale du péricarde, est comprimé, a sa lumière très réduite et presque entièrement obstruée par des fibres conjonctives et musculaires. Inférieurement, le péricarde se rétrécit, ses cellules deviennent plus hautes, d'abord sur la face ventrale, puis peu à peu sur les côtés et en arrière, et il se continue avec un tube court qui bientôt se divise en les deux *oviductes*, *ov*. Ceux-ci remontent, à la manière habituelle, vers le sommet des cornes de l'organe précloacal et portent, au tiers environ de leur trajet, une petite *vésicule séminale* (*vs*). Cette vésicule n'est qu'un simple diverticule en cul-de-sac de l'oviducte. Elle renferme des spermatozoïdes (fig. 20, *sp*), peu nombreux dans sa partie moyenne, mais accumulés près de son embouchure en un gros amas qui se prolonge dans la lumière de l'oviducte. Celui-ci a sa paroi complètement ciliée. Au point où il

débouche, en haut, dans la corne de l'organe précloacal, il émet un nouveau diverticule (fig. 11, *vs'*), sorte de vésicule séminale accessoire, mais ne renfermant pas ici de spermatozoïdes. Son extrémité est coiffée de quelques grosses cellules vacuolaires paraissant avoir une fonction sécrétante.

L'*organe précloacal* est constitué d'abord par deux longues cornes (fig. 11 et 13, *op'*). Leur épaisse paroi est formée en dehors (fig. 19) d'une couche de petites cellules à limites indistinctes et à noyaux ronds très colorables, puis de hautes cellules de soutien à noyaux très allongés, fortement colorés aussi. Ces cellules apparaissent comme simplement filiformes sur les coupes transversales de l'organe qui les intéressent suivant leur longueur ; mais sur les coupes extrêmes, tangentielles, qui les intéressent transversalement, elles ont un aspect étoilé, formant un réseau à petites mailles rondes, régulières, dans lesquelles sont placées de grandes cellules *e*. Celles-ci sont des cellules glandulaires caliciformes, avec un noyau rond et clair relégué dans leur portion basilaire et un contenu très finement granuleux qui se déverse dans la lumière de l'organe. L'aspect caractéristique des cellules de soutien est dû à leur compression par ces éléments.

Les deux cornes, se rejoignant inférieurement, forment le corps de l'organe précloacal lui-même (fig. 11 et 21, *op*). Il a, en section, une forme quadrangulaire, avec un bourrelet de sa paroi dorsale que continue le sillon de séparation des deux cornes et deux dépressions latérales pour loger l'organe en cordon. Ces dépressions s'accentuant plus bas de plus en plus, l'organe finit par être divisé en une chambre médiane et deux diverticules dorso-latéraux aplatis. La paroi, moins épaisse que celle des cornes, est extrêmement lacuneuse ; elle montre d'abord à la base une couche continue de cellules à noyaux arrondis (fig. 21 et 17), qui supporte de place en place de longues cellules columnaires irrégulièrement infléchies en sens divers (fig. 17, *l*). Celles-ci semblent des cellules glandulaires qui ne sont pas en activité de sécrétion. Elles laissent entre elles de

larges aréoles ; mais, à leur extrémité distale, elles s'étalent et se rejoignent en couche continue. A la région inférieure de l'organe, surtout du côté dorsal, ces cellules deviennent plus serrées, plus larges et plus régulières, les alvéoles entre elles s'effacent et elles ressemblent alors tout à fait aux cellules caliciformes de la région précédente.

A cet appareil, qui présente, en somme, la même disposition générale que chez les autres Néoméniens, est annexée une paire d'organes dont on ne connaît l'équivalent que dans le genre *Neomenia*. Je leur ai conservé le nom d'*organes en cordon*, sous lequel les auteurs les ont décrits chez ces dernières ; car, malgré les différences, ils sont incontestablement homologues des *cord-like organs* de Tullberg, des *strangförmigen Organen* de Wirén. Les deux organes en cordon n'ont aucune communication entre eux ni avec les voies génitales, sauf à leur débouché commun dans le cloaque. Les figures 11 et 12 en montrent la disposition générale et les rapports, de profil sur la figure 11, de face et ouverts sur la figure 12 ; les coupes 14 à 17 en figurent la structure intime.

L'organe en cordon consiste essentiellement en un long tube étroit, terminé en cul-de-sac à son extrémité supérieure qui se trouve à peu près au niveau du sommet de l'organe précloacal. Il renferme un long stylet qui n'est libre que dans son tiers inférieur environ, et qui, à l'état où se présentait l'individu observé, se termine en pointe à une assez grande distance de l'orifice inférieur du tube. La cavité du tube est limitée partout par une paroi parfaitement continue, mais extrêmement mince, composée de cellules très aplaties où les noyaux allongés dessinent de légères bosselures (fig. 14 à 17, *s*). Au sommet du tube (fig. 14), la paroi du côté externe est invaginée à l'intérieur de la lumière où elle forme un repli saillant *s'*, origine du stylet interne de l'organe. De nombreuses fibres musculaires *mr*, en forme de ruban aplati, insérées d'une part sur le tégument général du corps à des niveaux différents, se portent en dessinant des inflexions variées tout autour du tube ; un certain

nombre sont logées dans l'épaisseur du raphé, pressées les unes contre les autres, *mr'*, et on voit entre elles quelques cellules à noyaux arrondis, semées sans ordre apparent. Ces fibres forment le *muscle rétracteur* de l'organe.

A mesure qu'on descend, le raphé se pédiculise de plus en plus, en s'étranglant à sa base (fig. 15), de manière que le tube extérieur *s* est redevenu presque circulaire, et a son intérieur occupé par un stylet volumineux *s'* qui est attaché à la paroi par une sorte de mésentère. En même temps, les fibres du muscle rétracteur se sont scindées nettement en deux groupes ; celles qui étaient au pourtour du tube se sont réunies en un faisceau *mr*, placé contre l'insertion pariétale du mésentère, et celles, *mr'*, qui s'étaient engagées à l'intérieur du stylet ont été refoulées contre sa paroi distale. Les cellules qui étaient éparses au milieu d'elles s'en sont dégagées et forment au-dessous d'elles une couche régulière. L'intérieur du stylet, de cette couche jusqu'au mésentère, est formé par une substance anhiste, parfaitement transparente et non colorable, qui paraît être un produit de sécrétion de ces cellules.

Le muscle rétracteur intrastylaire ne se prolonge que jusque vers le milieu de la hauteur de l'organe ; au delà, le stylet n'est plus formé que par le produit de sécrétion précédent, toujours entouré du côté distal par les cellules qui le produisent (fig. 16, *s'*). Ces cellules s'étendent peu à peu sur tout le pourtour du stylet, le mésentère s'amincit et finit par disparaître; alors le stylet, qui a pris une forme légèrement excavée du côté correspondant au mésentère, devient libre dans la cavité du tube. La substance sécrétée interne diminue peu à peu à son tour et disparaît un peu avant la pointe du stylet, qui n'est formée alors que par les cellules qui l'enveloppaient (fig. 17).

Le muscle rétracteur externe *mr* a un trajet plus long que l'interne. Il s'insinue dans un dédoublement de la membrane du tube (fig. 16, *s*), puis gagne progressivement sur les côtés et finit par en envahir tout le pourtour, lui formant une gaine musculaire continue

(fig. 17, *s*), mais toujours plus épaisse du côté qui correspondait au mésentère. Le nombre des fibres diminue peu à peu, à mesure qu'elles s'attachent les unes après les autres sur la paroi, mais les dernières ne disparaissent que peu au-dessus de l'orifice.

Tout l'organe subit dans son trajet un mouvement de torsion qui lui fait faire sur lui-même un tour presque complet de dehors en dedans, comme on peut s'en rendre compte par les positions successives que prend le mésentère sur la série des figures 14 à 17 qui sont toutes orientées de même, la partie correspondant à la face ventrale du corps étant placée en bas.

L'organe en cordon est placé d'abord sur les côtés du corps, en arrière et à une certaine distance de la corne de l'organe précloacal (fig. 13, *s*). A partir du point où elle aboutit au corps de l'organe précloacal lui-même, le tube se trouve plus rapproché de ce dernier, d'abord sur sa face latérale, puis en bas sur sa face ventrale. Il a été mentionné déjà, et l'on peut voir sur la figure 21 que la paroi de l'organe précloacal s'excave en une gouttière de plus en plus profonde où est logé l'organe en cordon. Mais les parois des deux organes ne sont nulle part en contact. Il existe entre elles un tissu un peu énigmatique dans sa structure, qui doit avoir pour rôle de faciliter le glissement de l'organe en cordon sous l'action de ses muscles rétracteurs et protracteurs. A cet effet, toute la gouttière de l'organe précloacal est tapissée extérieurement d'une épaisse couche de substance hyaline, paraissant formée de lamelles concentriques entre lesquelles se trouvent des cellules aplaties et allongées (fig. 16, *x*). Ce tissu n'est pas sans ressemblance avec un cartilage de soutien. Une couche de cellules étirées en longues fibres, *y*, qui ne sont peut-être que les plus externes des cellules précédentes, le revêt extérieurement. Toutes se dirigent transversalement vers le tube, et quoique, sur les coupes, la plupart ne paraissent pas l'atteindre, il n'y a guère à douter qu'elles servent à le maintenir en place, tout en lui laissant une certaine liberté de mouvements.

La partie inférieure de l'organe en cordon, dès qu'il a dépassé en

bas la gouttière précédente, s'entoure à nouveau d'une très épaisse gaine musculaire (fig. 12, *mp*) dont les fibres, après un assez court trajet longitudinal, s'insèrent sur la paroi du corps au pourtour du cloaque. Elles forment le *muscle protracteur* de l'organe.

Les deux tubes, très rapprochés l'un de l'autre à leur extrémité inférieure, ne s'ouvrent pas directement au dehors. Ils se divisent dans l'épais bourrelet qui se trouve en avant du cloaque en deux petits culs-de-sac dont l'un, antérieur (fig. 22, *c*), est à peu près sur le prolongement du tube lui-même ; l'autre, plus volumineux et renflé (fig. 11, *a*), est postérieur. Mais, un peu au-dessus, on voit se détacher de chaque tube à angle droit, un petit conduit qui bientôt se fusionne avec celui du côté opposé en un canal impair (fig. 21, *ce*), et celui-ci va s'ouvrir dans le cloaque sur la ligne médiane, juste au-dessous de l'orifice de l'organe précloacal. Ces conduits ont le même épithélium cubique et cilié que la paroi cloacale.

A s'en rapporter à l'examen des préparations, les stylets de l'organe ne paraissent guère capables de faire saillie au dehors, pour jouer un rôle dans l'accouplement. Ils paraissent notamment se terminer à l'intérieur de leurs gaines trop loin de l'orifice pour que les courts muscles protracteurs suffisent à en amener la pointe au dehors. Mais je dois confesser qu'il n'est pas certain que j'aie eu sous les yeux la totalité de l'appareil. N'ayant rien montré sur le vivant qui pût attirer l'attention de ce côté, l'individu étudié ici a été fixé par le sublimé acétique et coloré par le carmin à l'alun, de telle manière que toutes les productions calcaires ont disparu. Les stylets étaient-ils recouverts ou prolongés par une formation calcaire ? Y avait-il, en dehors du stylet lui-même, une autre pièce, comme le deuxième stylet en gouttière qui a été signalé chez les *Neomenia ?* Tout ce que je puis affirmer, c'est que l'examen le plus attentif ne m'a permis de reconnaître rien de semblable. Il paraît difficile que des productions de cette sorte, relativement volumineuses, quelque proportion de calcaire qui pût entrer dans leur composition, aient disparu sous l'action des acides, sans laisser la moindre trace.

Position systématique. — De la description précédente, il ressort que les éléments caractéristiques à retenir, pour la discussion des affinités, se rencontrent dans les téguments, l'armature pharyngienne et les organes annexes de l'appareil génital. Les définitions du genre et de l'espèce peuvent être formulées ainsi :

STYLOMENIA, n. g. — *Corpus crassiusculum, molle, branchiis nullis; cuticula tenuis, sine papillis, spiculis planis imbricatis obtecta; radula una serie mediana denticulorum styliformium constans; duo styli peniales longi, vaginis inclusi, prope aperturam genitalem, glandula propria destituti.*

STYLOMENIA SALVATORI, n. sp. — *Corpus* 8 *mill.* (*index :* 8), *colore pallido, spiculis alatis prope sulcum ventralem, cetero corpore discoideis et lamelliformibus; denticuli radulæ pauci* (3), *apice recto acuto, bacillis minimis interpositis; styli peniales simplices, incalcarati.*

Cette espèce a le corps relativement trapu, à indice d'allongement inférieur à 10, comme toutes les formes connues pour mener une existence franchement vagabonde. C'est chez celles-ci qu'il faut évidemment chercher les formes les moins évoluées, les plus voisines du type primitif, et parmi elles, chez les espèces à radula développée (puisqu'il est admis par tout le monde aujourd'hui que l'absence de cet organe est due à une atrophie secondaire occasionnée, selon toute vraisemblance, par le genre de vie soit parasitaire, soit du moins tout à fait sédentaire) et à cuticule tégumentaire mince avec spicules aplatis. On sait, en effet, que les téguments des Néoméniens appartiennent à deux types bien différents : l'un à cuticule mince, dépourvue de papilles épidermiques et recouverte d'une couche de spicules plats et imbriqués ; l'autre à cuticule épaisse, traversée par de nombreuses papilles cutanées à tête renflée et par des spicules allongés, aciculaires, dont la base est implantée dans la cuticule à des niveaux différents. Il y a entre eux une démarcation bien tranchée ; à peine si la *Paramenia sierra* Pr. indique dans une certaine mesure une transition, appartenant au deuxième type par la forme et le mode d'implantation de ses spicules, mais ayant une cuticule

moins épaisse que d'habitude et à peu près complètement privée de papilles cutanées.

Le premier type est le type primitif, comme tendent à le prouver ses caractères eux-mêmes et aussi le fait que, chez des formes appartenant aussi manifestement au second que la *Rhopalomenia aglaopheniæ* (Kow. et Mar.), le jeune animal, aussitôt après la métamorphose larvaire, apparaît couvert de spicules en écailles imbriquées placées à plat sur une cuticule extrêmement réduite[1], qui ne feront place qu'ultérieurement au revêtement cuticulaire caractéristique, à papilles et à spicules en aiguilles.

Par ces caractères de premier ordre, la *Stylomenia* doit être rangée dans une section des Néoméniens qui renfermerait avec elle les *Lepidomenia hystrix* Kow. et Mar., *Dondersia festiva* Hub., *Ismenia ichthyodes* Pr. et *Macellomenia palifera* (Pr.). Et, si l'on attribue à la structure du revêtement tégumentaire l'importance prédominante qu'il paraît mériter, il faudrait placer encore dans cette division les *Myzomenia banyulensis* (Pr.) et *Nematomenia flavens* (Pr.) qui seraient dérivées des formes précédentes et devraient à l'existence parasitaire qu'elles mènent enroulées autour des rameaux d'Hydraires l'étirement du corps et la perte de la radula.

En ce qui concerne la radula, cette section paraît à première vue très hétérogène. Simroth[2] distingue, en effet, deux types de radula chez les Néoméniens, la *radula polystique*, comparable à celle des Gastéropodes, formée de rangées transversales comprenant chacune un certain nombre de dents égales ou subsemblables (ex. : *Proneomenia Sluiteri* Hub.), et la *radula distique*, dont chaque rangée ne comprend que deux crochets arqués se regardant par leur pointe et indépendants l'un de l'autre, comme dans l'appareil maxillaire de certaines Annélides (ex. : *Paramenia impexa* Pr.). Les *Dondersia festiva* et *Macellomenia palifera* appartiennent à la première catégorie,

[1] G. Pruvot, *Sur l'embryogénie d'une Proneomenia* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, t. CXIV, 1892, p. 1212).

[2] H. Simroth, *Bronn's Kl. u. Ordn. d. Thier-Reichs*, t. III, p. 180.

Lepidomenia hystrix et *Ismenia ichthyodes* à la seconde. Mais pour la radula polystique, je crois qu'il y a lieu d'établir une distinction. Les recherches presque simultanées de Wirén sur la *Proneomenia acuminata* (Wir.)[1] et de Heuscher sur la *Proneomenia Sluiteri* Hub.[2] ont prouvé que, chez ces deux espèces, la radula se compose d'une lame basale continue sur laquelle font saillie les denticules des rangées transversales, soit qu'ils ne représentent que des épaississements locaux de la lame basale, soit qu'ils soient produits indépendamment par l'épithélium supérieur de la gaine radulaire et soudés secondairement à la lame basale. Cette question n'est pas encore parfaitement élucidée ; mais, quoi qu'il en soit, la radula est d'une seule pièce ; c'est une radula *polystique continue*. Au contraire, la radula de la *Proneomenia vagans* (Kow. et Mar.), par exemple, est, d'après Thiele[3], dépourvue de lame basale : chaque rangée transversale est indépendante des autres, et même dans la gaine radulaire toutes les dents sont séparées, et des cellules épithéliales remplissent l'intervalle entre elles. C'est une radula *polystique discontinue*, et les formations radulaires de ce type ménagent une transition entre les deux types extrêmes qu'on distinguait seuls jusqu'à présent.

Il est, je crois, possible de se rendre compte de la manière dont s'effectue la transition. Il paraît, en effet, y avoir une relation étroite entre la radula et la dernière portion des conduits salivaires. Ainsi, on ne connaît aucune espèce pourvue de radula et dépourvue de canaux salivaires ; de plus, la radula est toujours située juste au point où les conduits salivaires débouchent dans l'œsophage[4], et

[1] A. Virén, *Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, t. XXV, 1892, p. 76, pl. X. fig. 9.

[2] J. Heuscher, *Zur Anatomie und Histologie der* Proneomenia Sluiteri Hub. (*Jen. Zeitsch. f. Naturw.*, t. XXVII, N. F. XX, 1892), p. 23, pl. XXI, fig. 13 et 14.

[3] J. Thiele, *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LVIII, 1894, p. 262.

[4] Sauf une exception unique chez la *Proneomenia* (*Amphimenia*) *neapolitana* (Th.), où Thiele (*loc. cit.*, p. 253 et fig. 72) indique et figure deux conduits salivaires indépendants s'ouvrant sur deux bourrelets *dorsaux* de l'œsophage, alors que la radula formée d'une seule série longitudinale de petites pièces médianes est à sa place ordinaire sur la face ventrale. Cette anomalie s'expliquera peut-être si on peut établir, ce que ne permettent pas d'affirmer pour le moment le texte et les figures de

enfin la radula, qui est toujours du type distique quand les deux conduits s'ouvrent isolément (*Paramenia impexa* et *sierra*, *Pararhopalia Pruvoti*, *Ismenia ichthyodes*), devient polystique quand ils débouchent par un orifice commun (*Proneomenia Sluiteri*, *acuminata*, *vagans* et *desiderata*, *Dondersia festiva*, *Macellomenia palifera*). Comme chez les espèces à radula distique, la série longitudinale des crochets est située du côté interne de l'orifice salivaire, on conçoit que si les orifices viennent à se rapprocher, il en sera de même des deux rangées de crochets comprises entre eux, et quand les orifices se seront fusionnés en un seul, les odontoblastes refoulés en arrière d'eux et amenés au contact sur la ligne médiane produiront, au lieu de deux crochets indépendants, une bandelette transversale unique, mais séparée de ses voisines en dessus et en dessous (radula polystique discontinue). Puis les progrès de l'évolution pourront amener l'extension des plaques dentaires et leur fusion également dans le sens longitudinal, d'où naîtra le type polystique continu.

On a quelques indices que les choses ont dû se passer réellement de la sorte. Ainsi, la *Proneomenia vagans* (Kow. et Mar.), qui présente, comme il a été indiqué plus haut, une radula polystique discontinue, montre chaque rangée transversale composée de quatorze dents, petites et semblables, mais sauf les deux les plus externes ; celles-ci sont en forme de crochets bidentés[1], plus hautes que les autres et

l'auteur, que l'espace dorsal entre les deux bourrelets représente seul le véritable œsophage, et que l'espace ventral compris entre eux, et qui du reste se termine en cul-de-sac un peu plus bas, résulte de la fusion des deux conduits salivaires considérablement développés. La radula serait alors située, avec ses rapports normaux, à leur point d'union sur la ligne ventrale.

Non seulement, chez les autres espèces, il y a juxtaposition entre le pourtour de l'orifice salivaire et celui du diverticule où se forment les dents de la radula, mais encore on peut reconnaître parfois que l'épithélium de ce dernier est en rapports plus intimes, en continuité plus directe avec l'épithélium du conduit salivaire qu'avec celui de la paroi œsophagienne elle-même. C'est le cas notamment pour la *Stylomenia* où les éléments formateurs des stylets radulaires sont différents des cellules épithéliales de l'œsophage, mais identiques et en rapport manifeste avec celles de la petite poche sous-œsophagienne qui n'est en somme que la portion terminale commune des deux conduits salivaires.

[1] J. Thiele, *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LVIII, pl. XV, fig. 101.

enchâssées à leur base dans une fossette épithéliale qui leur est propre. Elles rappellent donc de près les deux séries de crochets d'une *Paramenia*, par exemple, et montreraient ainsi une des étapes de la transformation de la radula distique en radula polystique. Un autre exemple est fourni précisément par l'espèce qui fait l'objet du présent travail. La *Stylomenia Salvatori* a une radula qui doit être attribuée au type polystique, puisqu'elle est formée de pièces impaires seulement et que les deux conduits salivaires débouchent par un orifice commun, et polystique discontinue puisque chacun des stylets dentaires naît dans une crypte spéciale. Mais on reconnaît que chacun des stylets est, en réalité, formé de deux parties arquées, soudées plus ou moins intimement à leur pointe; leur origine double est encore confirmée par les paires de petites tigelles qui sont interposées entre les grands stylets. Elle montre ainsi encore quelques traits de la radula distique d'où elle est très vraisemblablement dérivée. Parmi toutes les formes connues, celle dont elle se rapproche le plus paraît être l'*Ismenia ichthyodes*. Celle-ci a, en effet, une radula formée de deux séries de plaquettes séparées les unes des autres par des intervalles très réduits tant dans le sens transversal que dans le sens longitudinal. Elles paraissent être vaguement quadrangulaires, mais leur angle interne est prolongé en une assez forte pointe, presque droite, qui semble presque toucher sa congénère du côté opposé. On reconnaît là quelque chose d'intermédiaire entre la radula distique type, à crochets arqués et à bords dentelés, et les stylets de la *Stylomenia*. Et, d'autre part, ceux-ci conduiraient, sans grande modification, à la forme présentée par l'*Amphimenia neapolitana* Th., où les petites pièces impaires qui constituent toute la radula sont encore bifides inférieurement[1].

En ce qui concerne les organes d'accouplement, annexés aux voies génitales mais sans communication directe avec elles, les espèces du genre *Neomenia* étaient jusqu'ici seules connues pour avoir une

[1] J. Thiele, *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LVIII, pl. XIV, fig. 78.

paire d'*organes en cordon* renfermant dans leur intérieur un appareil spiculaire pénial. Chacun de ceux-ci se compose d'une tige solide repliée en gouttière dans laquelle peut glisser une autre tige cylindrique. Ces pièces sont fortement incrustées de calcaire chez la *Neomenia Dalyelli* (Wir.), mais non chez les *Neomenia carinata* (Tullb.) et *microsolen* (Wir.). En outre, à chaque organe en cordon est rattachée une glande propre qui débouche dans sa lumière.

Cet appareil existe aussi chez la *Stylomenia*, mais avec une complexité moindre; la glande propre manque entièrement, le stylet pénial est unique, non calcaire. Mais, d'après les figures consacrées par Thiele à la *Neomenia grandis* (Th.) [1], de Naples, l'organe paraît naître comme ici au fond de sa gaine sous forme d'un bourrelet saillant dans la lumière et auquel s'attache le muscle rétracteur. Ce serait ce bourrelet qui plus bas, en se différenciant, donnerait par cuticularisation de son épithélium la tige centrale et la gouttière qui l'entoure. Cette dernière répondrait donc à la partie dorsale, opposée au mésentère, du stylet chez notre espèce (pl. XIII, fig. 14 à 16), cuticularisée et devenue distincte de la partie centrale qui forme le stylet interne. Quoi qu'il en soit, cet appareil représente chez la *Stylomenia*, sous une forme plus simple et moins perfectionnée, celui des *Neomenia*.

On peut se demander s'il n'existe réellement pas d'autres formations homologues chez les autres espèces [2]. Il est à remarquer que chez la *Stylomenia*, les deux gaines péniales aboutissent à un canal

[1] J. Thiele. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LVIII, pl. XIII, fig. 46 et 47.

[2] J'avais émis l'opinion (*loc. cit.*, p. 775) que les *tubes spiculaires*, débouchant à la terminaison du sillon pédieux, qui ont été décrits d'abord par Kowalewsky et Marion chez la *Proneomenia vagans*, qui ont été retrouvés par moi chez une autre espèce dont Simroth a fait la *Paramenia* (*Pararhopalia*) *Pruvoti* et que Heuscher a prouvé exister également, comme je le pensais et comme Virén l'a contesté à tort, chez la *Proneomenia Sluiteri*, sont les homologues des organes en cordon des *Neomenia*. Il faudrait renoncer à cette assimilation, puisque Virén a rencontré coexistant chez la même espèce (*Neomenia Dalyelli*) et les tubes spiculaires, avec un gros spicule calcaire unique, et les organes en cordon. Mais tous les organes et les glandes de la région cloacale appelleraient de nouvelles études.

commun, court, qui est plongé au milieu d'un tissu d'apparence glandulaire (glande préanale) en avant de l'organe précloacal et qui débouche dans le cloaque sur la ligne médiane. Or, plusieurs autres espèces, les *Paramenia* entre autres, présentent là un petit diverticule cloacal médian, entouré de la même masse glandulaire préanale, et chez l'*Ismenia ichthyodes* Pr. il y a, à la même place, une poche volumineuse prolongée supérieurement en un tube étroit qui se termine en cul-de-sac. Il est possible qu'elle représente morphologiquement, sinon fonctionnellement, l'ébauche de l'appareil pénial de la *Stylomenia*, et par là encore se justifierait le rapprochement entre les deux espèces.

En somme, le genre *Stylomenia* montre dans les traits principaux de son organisation des caractères de transition intéressants. Il doit faire partie, ainsi que le genre *Ismenia*, d'un groupe assez primitif qui donne la main d'un côté à la tribu des Pronéoménides et de l'autre à celle des Néoménides.

II

STROPHOMENIA LACAZEI, n. g., n. sp.

M. de Lacaze-Duthiers m'a remis pour en faire l'étude trois beaux Néoméniens enroulés étroitement autour d'un rameau de *Muricæa*, qu'il a recueillis dans les engins des pêcheurs de Corail à la Calle (Algérie) en 1873, au cours de la mission hydrographique du *Narval* dirigée par l'amiral Mouchez. L'habitat, la taille, la forme extérieure, et aussi les premières préparations des spicules et du tégument, m'avaient fait d'abord identifier sans hésitation ces animaux avec l'espèce que Kowalewsky a trouvée vers la même époque dans la même localité de la côte algérienne et qu'il a décrite sous le nom de *Neomenia gorgonophila*[1], changé plus tard en celui de *Proneomenia gorgonophila* après la découverte d'un autre individu sur une

[1] A. Kowalewsky, *Neomenia gorgonophila* (*Nouv. Soc. imp. Amat. Sc. nat., Anthrop. et Ethn. Moscou*, t. XXXVII, 1881, p. 181-186, pl. I-II).

Muricœa de Marseille [1], et que Simroth a placé ensuite dans son genre *Rhopalomenia* [2]. Mais un examen plus approfondi montre qu'il s'agit d'une espèce toute différente et qu'il est même impossible de faire rentrer dans un des trois genres auxquels sa congénère a été successivement attribuée.

Les trois individus sont à peu près de même taille et de même aspect général; mais deux d'entre eux sont flasques et macérés, trop altérés par leur long séjour dans l'alcool pour qu'on puisse espérer en tirer parti au point de vue de l'organisation interne. Le troisième, en très bon état apparent, m'a permis d'étudier sur les coupes, sinon la fine structure histologique, du moins la constitution et les rapports des principaux organes; c'est à lui que se rapporte la description qui suit.

Le corps (fig. 23) qui mesure 45 millimètres de long sur $2^{mm},3$ de large, et qui a, par conséquent, 20 comme valeur de l'indice d'allongement, paraît sur l'animal enroulé autour de son support absolument cylindrique, sans carène dorsale, arrondi à ses deux extrémités céphalique et caudale, qui sont toutes semblables et de même largeur. Mais, quand on le détache, on reconnaît sur la face ventrale une large sole aplatie, parcourue en son milieu par le sillon pédieux et qui se raccorde avec la courbe des flancs par un angle mousse formant carène; cette carène est encore accentuée par la présence sur son trajet de spicules beaucoup plus développés que sur le reste du corps, perceptibles à l'œil nu et s'élevant presque normalement à la surface du tégument. Il résulte de là que le corps présente en apparence, dans la région moyenne surtout, une section transversale triangulaire, ou plus exactement cordiforme, à angles très émoussés. La cuticule, extrêmement épaisse sur les flancs ($0^{mm},15$), l'est moins sur la face dorsale où elle varie de $0^{mm},08$ à $0^{mm},18$. Mais la substance cuticulaire

[1] A. Kowalewsky et A.-F. Marion, *Ann. Mus. hist. nat. Marseille*, t. III, 1889, p. 75, pl. VII.

[2] H. Simroth, *Bronn's Kl. u. Ordn. d. Thier.-Reichs*, t. III, 1893, p. 230.

fondamentale y a la moindre part, littéralement criblée qu'elle est par les cavités qui renferment les spicules et les papilles cutanées.

Les spicules ressemblent, en général, par leur forme, à ceux de diverses *Proneomenia* (*sensu lat.*) qui ont été décrites. Sur les flancs et sur le dos, ce sont des spicules aciculaires (fig. 24, *a*), de $0^{mm},2$ à $0^{mm},25$ de longueur en moyenne sur 25 μ de largeur maximum, légèrement aplatis et courbés sur un côté, terminés en pointe fine à leur extrémité et implantés dans la cuticule par une base arrondie et mousse ; leur cavité se prolonge jusque dans cette base où elle se termine en pointe. Implantés très obliquement ils suivent, en général, deux directions principales se croisant à angle droit, de manière à former, quand on regarde à plat un fragment de cuticule, un quadrillage assez régulier tout semblable à celui qu'ont figuré Kowalewsky et Marion pour la *Rhopalomenia aglaopheniæ*[1]. Les dimensions de ces spicules varient dans une large mesure; ils sont d'autant plus grands, en général, qu'on se rapproche davantage de la face dorsale et d'autant plus petits qu'ils sont plus rapprochés des crêtes latérales de la face ventrale. Aussi, sur ces dernières, le contraste est-il très accusé entre les petits spicules du revêtement général et les grands spicules *b*, beaucoup moins nombreux, qui s'élèvent çà et là au-dessus de la broussaille des précédents. Ils ont sensiblement la même forme, mais ils sont à peu près rectilignes et non rétrécis à leur base d'implantation; ils atteignent jusqu'à $0^{mm},35$ de long sur $0^{mm},04$ de large. Au delà des crêtes latérales, sur toute la sole ventrale, les spicules continuent à décroître et passent, vers le sillon pédieux, à des spicules *c* encore plus petits ($0^{mm},13$ de longueur en moyenne), beaucoup plus recourbés, plus aplatis et dont la cavité centrale s'arrête beaucoup plus loin de la pointe. Ceux-ci sont dirigés à peu près transversalement et presque parallèles, ne s'entre-croisant pas comme les précédents. On en

[1] A. Kowalewsky et F.-A. Marion, *Ann. Mus. Marseille*, t. III, pl. VI, fig. 12.

trouve au milieu d'eux quelques-uns de la forme *c'*, et enfin les bords mêmes du sillon pédieux sont garnis de plusieurs rangées de spicules imbriqués *d*, aplatis en forme de lame de couteau et extrêmement petits ($0^{mm},05$ de long au plus).

Les papilles cutanées montrent un développement exceptionnel et très caractéristique, qu'on ne trouve à un égal degré que chez la *Proneomenia gorgonophila* (Kow.). Elles sont, comme chez cette dernière, pressées les unes contre les autres au point de former au tégument un revêtement continu[1] et d'être rendues polyédriques par leur pression réciproque. Sur les coupes intéressant tangentiellement la surface (fig. 25), on les voit former comme un dallage à champs inégaux, légèrement bombés et séparés des voisins seulement par un mince liséré de cuticule interposée.

Le pédicule, grêle, a une apparence purement fibrillaire et ne porte que très exceptionnellement un ou deux noyaux sur son trajet. La tête renflée, de largeur très variable, mais de hauteur à peu près constante ($0^{mm},06$ à $0^{mm},07$ en moyenne), parfois presque globuleuse, mais le plus souvent allongée et subcylindrique, n'occupe pas entièrement la cavité creusée dans la cuticule, ce qu'il faut attribuer peut-être au retrait par l'alcool. Mais ce qui distingue ces papilles de celles de l'autre espèce algérienne, c'est que toutes les têtes renflées sont ici manifestement pluricellulaires. Les limites des cellules ne sont pas distinctes, peut-être à cause de l'état imparfait de fixation, mais les noyaux qui se colorent d'une façon intense par l'hématoxyline sont parfaitement reconnaissables.

[1] Simroth dit (*loc. cit.*, p. 230, en note) que les extrémités renflées des papilles se touchent sous la cuticule chez la *Proneomenia gorgonophila* de Provence, tandis qu'elles sont séparées par des intervalles chez celle d'Algérie. C'est ce qui paraît ressortir en effet des premières figures données par Kowalewsky dans les *Nouvelles de la Société des sciences naturelles de Moscou*. Mais, en fait, cette différence n'existe pas ; le dessin donné par Kowalewsky et Marion est une rectification des figures anciennes. Ils déclarent, en effet (*loc. cit.*, p. 45), que l'individu qu'ils ont eu entre les mains à Marseille, complètement desséché, était impropre à toute étude, et que leurs dessins comme leur description ont tous été faits d'après des préparations exécutées sur des individus de la Calle.

Le plus souvent ils paraissent formés d'une sphère hyaline dont le centre est occupé par un corps chromatique arrondi; quelques-uns sont légèrement ovalaires. On en compte une dizaine et plus dans les grandes papilles; leur taille est inégale; on en trouve presque toujours soit un, soit deux, beaucoup plus volumineux que les autres, mesurant de 9 à 10 μ de diamètre. Tous les noyaux sont réunis dans la partie proximale du renflement papillaire, et la moitié distale n'est occupée que par une substance non colorable, apparaissant d'un gris jaunâtre sur les coupes, finement granuleuse, qui s'applique exactement contre le plafond de la capsule papillaire en son milieu (fig. 26).

Il a été dit déjà que les papilles sont étroitement serrées les unes contre les autres. La figure 25, qui représente un fragment d'une coupe tangentielle au sommet de l'extrémité céphalique, montre la minceur extrême des cloisons qui les séparent et qui dessinent un réseau polygonal serré avec seulement çà et là quelques interstices aux angles pour les spicules peu nombreux dont la pointe dépasse la surface. Leur substance paraît différer de la cuticule générale sous-jacente par l'avidité avec laquelle elle retient l'hématoxyline : elle reste aussi fortement colorée sur les préparations que le mucus de la glande suprapédieuse.

Les coupes qui intéressent les papilles dans le sens longitudinal (fig. 26) montrent qu'elles sont complètement closes et ne s'ouvrent pas à l'extérieur, comme Wirén l'a signalé chez la *Proneomenia acuminata* [1]. Les plafonds des capsules papillaires qui forment par leur juxtaposition la limite externe du tégument sont constitués par une lame de la même substance cuticulaire, aussi régulière et presque aussi mince que les cloisons de séparation. Les menus corps étrangers qu'on trouve à la surface y sont simplement apposés et non englobés dans la cuticule. Cela ne parle guère en faveur d'un rôle glandulaire actif comme celui qu'admettent presque tous les

[1] A. Wirén, *Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl.*, t. XXV, p. 71.

auteurs pour les formations semblables des autres Néoméniens.

Il y a pourtant à mentionner de petits corps assez énigmatiques (fig. 25, *x*) qui se présentent en très grande abondance dans les cloisons, et surtout à leurs angles, mais pas dans toutes. Ils ont l'aspect de très petits spicules, de 20 à 22 μ en moyenne de longueur, incolores et réfringents, fusiformes, mais non calcaires, puisqu'ils ont persisté sur des pièces décalcifiées où les grands spicules calcaires du tégument ont complètement disparu. Emprisonnés d'ordinaire dans la substance des cloisons, mais faisant parfois saillie dans la cavité des capsules, ils ne se trouvent que dans la zone qui correspond aux têtes des papilles; mais là ils sont parfois très nombreux, serrés les uns contre les autres et orientés pour la plupart normalement à la surface générale du corps. Ils semblent particulièrement abondants sur toute l'extrémité céphalique où ils forment parfois, dans certains interstices entre les papilles, de véritables touffes, et surtout dans l'épaisseur des bourrelets labiaux latéraux. La première idée qu'ils éveillent est d'y voir des corps étrangers, spicules d'Éponges ou Diatomées, qui auraient été emprisonnés entre les papilles au moment du dépôt de la substance des cloisons. Mais leur disposition assez régulière, l'absence d'autres corps étrangers mélangés à eux, leur rareté, pour ne pas dire leur absence, à la surface libre du tégument, et aussi, dans une certaine mesure, leur ressemblance avec les très petits spicules foliacés qui entourent les organes sensitifs céphalique et caudal chez plusieurs formes méditerranéennes, doivent faire hésiter à adopter cette interprétation.

La fossette pédieuse est assez enfoncée, et la cuticule générale avec ses spicules y pénètre assez profondément (fig. 27, *f*). Sa cavité a, en section transversale, dans sa partie moyenne la forme d'une étoile à cinq branches (fig. 29, *f*). Cette forme est due à ce que sa paroi dorsale est soulevée sur la ligne médiane en une crête triangulaire peu saillante, et que les parois latérales s'avancent dans la cavité en deux bourrelets très accentués. La branche antérieure de l'étoile est une gouttière *a* comprise entre deux autres bourrelets

latéro-ventraux qui continuent à l'intérieur de l'organe les lèvres de son orifice. Au point de vue de la structure de sa paroi, la fossette pédieuse montre une division en deux régions différentes, semblable à celle que j'ai rencontrée chez d'autres Néoméniens, en particulier chez la *Paramenia impexa*[1], une région dorso-supérieure qui correspond au fond de l'organe et une région inférieure et ventrale qui en représente l'entrée et à laquelle appartient l'orifice. La paroi de cette dernière région est formée de hautes cellules cylindriques qui ne paraissent pas, d'après mes préparations, porter de cils vibratiles et entre lesquelles ne pénètrent que de rares prolongements de cellules glandulaires. L'autre région, qui comprend en haut toute la paroi du cul-de-sac supérieur de la fossette et, plus en arrière, la paroi dorsale et les deux bourrelets latéraux, est tapissée d'un revêtement dense de longs cils vibratiles, et, entre les cellules qui portent les cils, on voit pénétrer les fins prolongements *b* des longues cellules *h* qui constituent la glande suprapédieuse. La masse de ceux-ci, colorée en noir intense par l'hématoxyline et tranchant violemment sur la teinte pâle des autres éléments, se laisse résoudre, sur les coupes suffisamment minces et suivant la façon dont ils sont atteints par le rasoir, soit en un fin pointillé, soit en filaments très déliés, de 1 μ à peine de diamètre, jamais fusionnés ensemble. Il n'y a pas de doute que, comme l'a montré Wirén pour la *Neomenia Dalyelli*[2], les cellules glandulaires effilées et refoulées dans la cavité du corps, restent ici distinctes les unes des autres et déversent isolément leur produit à la surface de l'épithélium par leurs prolongements insinués entre ses cellules. La glande suprapédieuse forme deux masses cellulaires s'insinuant entre tous les organes de la région céphalique, et l'ensemble des points où ces cellules s'ouvrent dans la fossette pédieuse dessine un fer à cheval à concavité inférieure dont les branches descendent et se perdent en bas le long des bourrelets latéraux.

[1] G. PRUVOT, *Archives de zoologie expérimentale*, t. IX, 1891, pl. XXXI, fig. 71.

[2] A. WIRÉN, *Kongl. Sv. Vet-Akad. Handl.*, t. XXV, p. 30, pl. IV, fig. 5 et 6.

Le vestibule buccal, dans sa partie qui remonte en cul-de-sac au-dessus de l'orifice de la bouche (fig. 27, *b*), est aplati dorso-ventralement et même étranglé en son milieu, de sorte qu'il paraît sur la figure, qui représente une section suivant le plan sagittal, moins profond qu'il ne serait sur des coupes qui passeraient à droite ou à gauche de ce plan. Dans sa cavité font saillie de nombreux cirrhes allongés, légèrement cuticularisés et non ciliés, qui naissent de la paroi du vestibule sur les côtés, mais non sur la face dorsale : celle-ci est lisse dans toute sa hauteur. Plus bas, au niveau de l'orifice buccal, la cuticule générale du corps avec ses spicules pénètre assez profondément dans l'orifice où elle s'arrête brusquement par une ligne de démarcation bien tranchée (fig. 27 et 30), et, juste en dehors de cette ligne, deux forts bourrelets labiaux, paraissant ciliés, limitent la véritable bouche et séparent incomplètement sur les côtés une cavité médiane, la cavité buccale, de deux cavités latérales (fig. 30, *b*), qui sont la continuation du vestibule buccal et qui sont occupées comme lui par des cirrhes. Juste en face de l'orifice buccal se trouve l'orifice œsophagien étroit et percé au centre d'un diaphragme (fig. 27 et 30, *v*), qui renferme dans son épaisseur quelques fibres musculaires et qui est formé par la cloison de séparation de la cavité buccale et de l'œsophage.

Le reste du tube digestif présente une grande ressemblance avec celui de la *Rhopalomenia aglaopheniæ* (Kow. et Mar.). Comme chez cette espèce, il m'est impossible de trouver chez la *Strophomenia* la moindre apparence de radula, et l'atrophie a même atteint ici encore un plus haut degré, car le petit cul-de-sac pharyngien ventral qui représente encore chez l'autre espèce la gaine radulaire a lui-même à peu près disparu, et même au niveau qu'il devrait occuper et qui est marqué encore par une légère dépression (fig. 27, *ph*) et un changement de forme de l'épithélium œsophagien, il m'est impossible de trouver trace des deux ganglions nevreux stomato-gastriques habituels. Je réussis à suivre sur la série des coupes transversales les deux troncs stomato-gastriques depuis les angles

inférieurs du ganglion cérébroïde jusqu'à un point beaucoup plus reculé que le niveau en question. Ils courent sur les côtés latéro-dorsaux de l'œsophage (fig. 30, *ns*) en diminuant peu à peu de diamètre, et je finis par les perdre au milieu des glandules œsophagiennes sans avoir pu reconnaître sur leur trajet aucun renflement ganglionnaire ni aucune commissure d'union.

Le tube œsophagien, qui a une section en croissant par suite de la présence d'un fort bourrelet dorsal faisant saillie dans sa lumière (fig. 39, *œ*), a, en outre, son épithélium fortement plissé longitudinalement à l'intérieur de sa gaine musculaire *mu*. Les plis serrés, qui commencent sur les côtés et sur la face dorsale immédiatement après son origine à la suite de la cavité buccale, ne commencent qu'un peu au delà sur la face ventrale. Jusque-là les cellules épithéliales y sont toutes semblables à celles de la cavité buccale, peu élevées, claires, non glandulaires, à noyaux petits. Et au milieu de ce petit champ préœsophagien se remarque un très petit cæcum *ph*, ou mieux une simple dépression de la paroi, tapissée du reste par le même épithélium indifférent que les parties voisines. C'est tout ce qui représente ici la poche radulaire des autres Solénogastres, et le petit champ à épithélium aplati où elle est située, et qui n'occupe en hauteur que 11 coupes de 6 μ d'épaisseur, est tout ce qui représente le pharynx proprement dit.

L'œsophage forme ensuite un tube extrêmement allongé (fig. 27, *œ*), au moins aussi long que celui que j'ai fait connaître [1] chez la *Rhopalomenia aglaopheniæ* ; il déprime la paroi ventrale du cæcum intestinal frontal, décrit dans sa portion terminale, au delà du point où la figure 27 a été arrêtée, deux ou trois sinuosités très accentuées et finit par s'ouvrir dans la lumière de l'intestin moyen à une distance considérable, qui n'est pas moindre que $1^{mm},2$, de l'orifice buccal.

Il n'y a pas ici les ampoules salivaires de la *Rhopalomenia aglao-*

[1] G. Pruvot, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, t. IX, p. 742, fig. 12 et 38.

pheniæ. On trouve seulement sur les coupes les sections de deux, puis un peu plus bas de quatre tubes étroits, assez régulièrement cylindriques, traversés dans toute leur longueur par un conduit qui est un peu excentrique. Ils sont rejetés tous du même côté de l'œsophage (côté droit) et à un niveau très reculé, puisque les sections les rencontrent pour la première fois vers le milieu seulement de la longueur de l'œsophage, à une distance de 110 épaisseurs de coupes, soit $0^{mm},66$ de l'orifice œsophagien. On peut reconnaître, ce qui a été indiqué sur la figure 27 (*gs*), qu'à leur extrémité antérieure ils se fusionnent deux à deux et que leurs conduits s'abouchent à plein canal. Nouvelle union (indiquée en pointillé sur la figure 27) un peu plus bas entre les deux tubes les plus internes, tandis que les deux autres continuent à descendre séparément le long de l'intestin ; de sorte qu'on doit les regarder comme formant en réalité un tube unique replié sur lui-même et faisant une double anse au point de recourbement. Il n'existe, au moins chez l'individu que j'ai observé, aucune trace d'un organe semblable du côté gauche, et je suis obligé de laisser sans réponse la question de savoir s'il s'agit là de deux organes pairs et symétriques, unis à leur extrémité supérieure et rejetés accidentellement du même côté du corps, ou si nous avons sous les yeux un organe unilatéral dont le congénère du côté opposé aurait entièrement disparu par atrophie soit accidentelle, soit évolutive.

Ce tube a à peu près la structure ordinaire des glandes salivaires ventrales des Néoméniens, en particulier de la *Rhopalomenia aglaopheniæ*, où elles sont également à peu près cylindriques et fort longues ; c'est à savoir, à l'intérieur d'une basale une couche épaisse de longues cellules piriformes, serrées les unes contre les autres et dont les pointes aboutissent à l'épithélium cubique qui tapisse le canal intérieur. Seulement, il m'est impossible de découvrir en quel point de l'œsophage le conduit devrait déboucher ; je puis affirmer, en tout cas, que ce n'est pas au niveau du petit cul-de-sac pharyngien antérieur, et comme je ne puis reconnaître de

section de ce canal sur *aucune* coupe en dehors de son trajet intraglandulaire, je suis obligé de croire, à moins qu'il vienne s'ouvrir par son extrémité inférieure dans l'intestin moyen, bien au delà de la terminaison de l'œsophage, au delà de la région qui a été mise en coupes, qu'il y a là un organe représentant les glandes salivaires habituelles, mais qui, par suite de l'atrophie de tous les organes de la région céphalique, a perdu toute connexion avec le tube digestif.

L'œsophage est, en outre, revêtu d'abord sur sa face dorsale, puis sur tout son pourtour, d'une couche de cellules glandulaires (fig. 29, *gl*), le plus souvent réunies au nombre d'une dizaine environ en petits lobes qui bossellent sa paroi. Les cellules sont volumineuses, piriformes, et insinuent leurs pointes entre les fibres musculaires *mu* du revêtement œsophagien où on les suit jusqu'au contact des cellules épithéliales.

Les organes de l'extrémité inférieure, qui se trouvait en haut sur le rameau de *Muricœa* et qui a peut-être, pendant son long séjour dans l'alcool, subi quelques périodes d'émersion, sont moins bien conservés, mais assez cependant pour laisser reconnaître les particularités anatomiques les plus importantes.

L'animal est en pleine maturité femelle, à la période de la ponte. Les œufs (fig. 31, *o*) remplissent et distendent la poche péricardique *pe;* mais, à l'inverse de ce que j'ai vu en pareil cas chez d'autres espèces, ils ne compriment pas le cœur *co*, qui est libre dans une portion distale du péricarde rétrécie et vide d'œufs. Mais le fait le plus important est que les deux voies évacuatrices des produits génitaux (*Kloakengänge* des auteurs allemands) restent entièrement séparées et s'ouvrent dans le cloaque indépendamment l'une de l'autre, sans se fusionner auparavant en la partie impaire et ventrale de l'organe précloacal que présentent les autres Néoméniens.

Du fond du péricarde, les deux oviductes se dirigent, comme d'habitude, en haut (fig. 28, *ov*) ; mais ils sont simplement cylindriques, sans dilatation d'aucune sorte, ni réceptacles séminaux sur leur

trajet. Arrivés au niveau de l'extrémité supérieure du péricarde, ils débouchent à la pointe des deux organes précloacaux correspondants *op'*. Au même point aboutit également à ceux-ci une touffe de petites masses glandulaires *vs'*, légèrement allongées et piriformes ; ou, plus exactement, ces glandes se jettent successivement les unes dans les autres sur un court trajet, et, la dernière qui a reçu toutes les autres se dilate peu à peu, acquiert une lumière centrale et se continue directement avec l'organe précloacal lui-même. Les deux organes, à parois très épaisses (fig. 31, *op'*), se dirigent en bas, toujours séparés par toute la largeur de l'intestin terminal *r*, augmentent d'abord, puis diminuent peu à peu de volume et s'ouvrent à droite et à gauche dans l'intestin terminal, un peu avant qu'il ait commencé à s'élargir en cloaque. On peut suivre pendant quelques coupes encore sur les côtés du cloaque, un épaississement qui est la continuation de la paroi externe de l'organe.

Le cloaque, qui a une section triangulaire, émet sur les côtés quelques diverticules en doigt de gant paraissant ciliés et plongés au milieu d'une volumineuse glande préanale. De plus, sur la ligne médiane ventrale, se détache un canal (fig. 28, *o'*) qui aboutit, après un court trajet, à une petite fossette tapissée d'un haut épithélium cilié et plissé, placée au fond du sillon ventral, un peu en avant de la fente cloacale proprement dite.

Les deux ganglions suscloacaux où se terminent les cordons nerveux latéraux sont assez éloignés l'un de l'autre et réunis par une commissure longue et grêle, non recouverte de cellules nerveuses, qui passe entre la paroi dorsale du cloaque et la portion terminale du péricarde. Il en part, en outre, deux connectifs qui contournent *en dehors* les organes précloacaux et aboutissent chacun à un léger renflement, situé à un niveau un peu supérieur, du cordon pédieux correspondant.

L'animal décrit ici ne laisse reconnaître aucun indice absolument de l'organe sensitif dorsal habituel aux Néoméniens. Toutefois, je n'ose être trop affirmatif au point de vue de son absence absolue

chez cette espèce, car un autre individu montre juste sur la ligne dorsale, tout près de l'extrémité inférieure du corps, une sorte de dépression dans la cuticule et quelques traces cellulaires ou fibrillaires paraissant disposées concentriquement. Il s'agit peut-être d'une simple apparence fortuite due à quelques-unes des papilles ordinaires du tégument, mais les éléments sont trop mal conservés pour ne pas laisser subsister quelque doute.

Le Néoménien dont il s'agit ici aurait pu être rangé sans inconvénient dans le genre *Proneomenia* tant que celui-ci a été pris dans la large acception que lui avaient donnée les premiers auteurs. Mais après le démembrement dont il a été l'objet de la part de Simroth d'abord, puis de Thiele, démembrement qui devrait même être poussé plus loin encore si l'on veut faire de tous les genres de Néoméniens des groupes réellement homogènes au point de vue anatomique, il n'y a place pour notre espèce dans aucun des genres entre lesquels ont été réparties toutes les Pronéoménies connues jusqu'ici.

Simroth [1] a restreint le genre *Proneomenia* (si on écarte les *Solenopus* de Koren et Danielssen, par trop imparfaitement caractérisés) à la seule *Proneomenia Sluiteri* Hub., la *P. Langi* (Simr.) n'étant qu'une variété de celle-ci, et a créé pour toutes les autres espèces le genre *Rhopalomenia*. Ce genre qui renferme, d'après la caractéristique même de son auteur, des espèces à corps court ou allongé (l'indice d'allongement variant de 6 à 25), avec et sans replis branchiaux, avec et sans radula, avec et sans glandes salivaires, avec et sans spicules cloacaux, a ainsi hérité de l'hétérogénéité de son prédécesseur, et Thiele [2] lui a certainement rendu service en le restreignant aux seules *Rhopalomenia aglaopheniæ* (Kow. et Mar.) et *R. Eisigi* (Th.). Thiele restitue au genre *Proneomenia* presque toutes les espèces que Simroth en avait détachées (*Proneomenia*

[1] H. Simroth, *Bronn's Kl. u. Ordn. d. Thier.-Reichs*, t. III, p. 229.

[2] J. Thiele, *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LVIII, p. 272.

vagans Kow. et Mar., *desiderata* Kow. et Mar., *gorgonophila* Kow., *acuminata* Wir.), à l'exception de la *P. sopita* pour laquelle il établit le genre nouveau *Pruvotia*.

Ainsi, on est maintenant en présence de trois genres qui ont pour caractères principaux :

Genre *Proneomenia* Hub. — Radula polystique bien développée, accompagnée de deux longues glandes salivaires.

Genre *Rhopalomenia* Simr. — Pas de radula [1], mais une paire de glandes salivaires; cloaque sans replis branchiaux, ni spicules péniaux.

Genre *Pruvotia* Th.—Ni radula, ni glandes salivaires ; cloaque avec deux replis branchiformes et glande préanale très développée.

C'est de ce dernier que se rapproche le plus l'espèce qui vient d'être décrite. Elle en a, poussés même à un plus haut degré, le grand développement de la cuticule et des papilles cutanées, comme aussi l'atrophie considérable de tous les organes de la région supérieure du tube digestif, pharynx et radula, glandes salivaires, ganglions stomato-gastriques. Mais elle montre en plus un allongement démesuré du tube œsophagien qui ne se rencontre à un degré comparable que chez la *Rhopalomenia aglaopheniæ*, et les organes de la région caudale sont complètement différents. On trouve, à la vérité, chez les deux formes, une glande préanale très développée ; toutes deux paraissent être dépourvues d'organe sensitif caudal. Mais les fort replis cloacaux branchiformes de la *Pruvotia sopita* font défaut ici; au lieu du grand réceptacle séminal à trajet récurrent, il existe une touffe de petites vésicules à parois glandulaires, et surtout les deux organes précloacaux s'ouvrent isolément à droite et à gauche dans la dernière portion du rectum.

[1] Kowalewsky et Marion ont décrit chez l'espèce qui est devenue le type de ce genre, *Rhopalomenia aglaopheniœ*, une radula polystique que je n'ai pas retrouvée chez les nombreux individus que j'ai pu examiner à Banyuls. Simroth a émis l'opinion qu'il s'agit peut-être d'une différence spécifique ; mais Thiele, qui a retrouvé cette espèce à Naples, n'a pas été plus heureux que moi et la range définitivement parmi les formes dépourvues de radula.

Cette absence d'organe précloacal impair a été signalée récemment chez une petite Néoménie d'Australie, *Notomenia clavigera* Th.[1], où, d'après la brève description de l'auteur, les deux conduits s'ouvrent indépendamment non dans le cloaque même, mais sur une saillie située ventralement par rapport à lui. Jusque-là elle n'avait été signalée que chez quelques formes jeunes où elle n'est certainement que transitoire, chez *Lepidomenia hystrix* Kow. et Mar., chez *Proneomenia* (*Amphimenia*) *neapolitana* (Th.) et par moi-même chez un type que j'avais rapporté à la *Pron. vagans* (Kow. et Mar.), mais que Simroth en a détaché avec raison. Et d'ailleurs, chez toutes ces formes, les deux orifices étaient toujours fusionnés en un seul, médian et ventral. La séparation complète des deux conduits et des orifices génitaux est regardée, en revanche, comme caractéristique des Chétodermiens. Le fait de la retrouver à un égal degré chez un Néoménien parfaitement adulte et sexuellement mûr, et qui montre, d'autre part, des caractères d'atrophie exceptionnellement accentués dans la plupart des organes, prouve que cette indépendance des conduits n'est pas en elle-même un caractère primitif, et qu'au lieu de contredire les caractères de plus haute différenciation présentés par les Chétodermiens, elle se joint à eux pour les faire regarder comme un type plus évolué, plus éloigné de la souche primitive, que les Néoméniens.

Les caractères envisagés ici, portant sur les organes qui fournissent dans la section des Pronéoménides les bases des divisions génériques, suffisent amplement à justifier l'établissement d'un genre nouveau qui peut être brièvement caractérisé ainsi :

STROPHOMENIA, n. g. — *Corpus elongatum, cylindricum, cuticula crassa spiculis acicularibus et papillis amplis valde confertis trajecta; radula et ductus salivarii, papula caudalis (?) desunt; aperturæ genitales apud cloacam duæ distinctæ.*

L'espèce, unique jusqu'ici, sera définie :

[1] J. THIELE, *Zwei australische Solenogastres* (*Zool. Anz.*, t. XX, 1897, p. 399).

STROPHOMENIA LACAZEI, n. sp. — *Corpus 45 millim. longum* (*ind. long.* : 20), *spiculis acicularibus curvatis, solea ventrale depressa spiculis majoribus rectis adjunctis ; spicula minima cultelliformia prope sulcum ventralem. Paras. apud Muricœam.*

Elle est probablement dérivée de la *Rhopalomenia aglaopheniæ* (Kow. et Mar.) ou d'une forme voisine. Ses affinités actuelles les plus étroites sont avec la *Pruvotia sopita* (Pr.), peut-être aussi avec la *Notomenia* australienne de Thiele, et elle représente, en tout cas, une des formes de Néoméniens les plus modifiées dans le sens régressif, sous l'influence de la vie parasitaire.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Lettres communes à toutes les figures.

cd, commissure dorsale unissant, en arrière du rectum, les extrémités inférieures des cordons nerveux latéraux.
cl, cloaque.
co, cœur.
cs, conduits excréteurs des glandes salivaires.
d, stylets de la radula.
f, fossette pédieuse.
g, ganglion cérébroïde.
gh, glande génitale.
gm, glande suprapédieuse.
gs, glande salivaire.
i, intestin moyen.
i', son cæcum frontal.
m, muscle longitudinal ventral.
nl, cordon nerveux latéral.
np, cordon nerveux pédieux.
ns, tronc stomato-gastrique.
œ, œsophage.
op, organe précloacal.
op', ses cornes supérieures.
ov, oviducte.
p, soc pédieux.
pe, péricarde.
ph, pharynx.
q, cuticule portant les spicules.
r, rectum.
s, organe en cordon annexé à l'appareil génital.
s', stylet renfermé dans son intérieur.
sd, sinus dorsal.
sv, sinus ventral.
vs, vésicule séminale.
vs', diverticules du sommet de l'organe précloacal.

PLANCHE XII.

STYLOMENIA SALVATORI.

FIG. 1. *Stylomenia Salvatori*, différents aspects de l'animal vivant suivant l'état de contraction : *a*, complètement allongé et rampant; *b*, à demi contracté et faisant saillir les longs cils de la fossette pédieuse; *c*, entièrement contracté. Gr., 4 diam.

FIG. 2. Arrangement des spicules sur la face ventrale : *a*, double rangée de spicules aliformes bordant le sillon pédieux ; *b*, spicules discoïdes imbriqués de haut en bas et formant le revêtement général du corps ; *c*, point d'insertion des grands spicules en palette, épars au milieu des précédents. Gr., 310 d.

3. Les trois formes de spicules, isolés. Mêmes lettres et même grossissement qu'à la figure précédente.

4. Position et rapports des organes de l'extrémité céphalique, vue de profil par le côté droit. Cette figure, de même que les figures 11, 27 et 28, a été établie par la superposition d'une série de coupes transversales relevées à la chambre claire et reportées à leur place relative dans le contour général, qui représente une section longitudinale passant par le plan de symétrie du corps. La région supérieure du tube digestif, de même que la fossette pédieuse *f* et le ganglion cérébroïde *g*, est représentée sectionnée suivant ce plan pour montrer le vestibule buccal *v*, les rapports de la bouche et du sac radulaire avec le pharynx et l'œsophage, et l'orifice de ce dernier dans l'intestin moyen. La glande salivaire droite *gs*, qui se trouve sur un plan antérieur, est sectionnée transversalement, et le contour pointillé indique la place qu'occuperaient, au-dessus de la section, la continuation de sa cavité centrale et le conduit salivaire *cs* qui lui fait suite et qui s'ouvre dans la partie supérieure de la poche radulaire. Gr., 80 d.

5. Coupe transversale suivant la ligne HH' de la figure précédente. La coupe effleure le plancher du vestibule buccal dont elle a détaché les points les plus saillants, les sommets de deux petites éminences *e* symétriques, fortement ciliées ; *t*, cirrhes ou tentacules non ciliés garnissant toute la cavité du vestibule ; *o*, petits amas ganglionnaires en rapport avec les nerfs buccaux. Gr., 110 d.

6. Coupe transversale du soc pédieux et de la région avoisinante dans la portion moyenne du corps. Les spicules ont été enlevés par les réactifs ; *h*, glandules pédieuses disséminées sans ordre contre le fond du soc pédieux et dans la région du sinus ventral, qui n'est pas distinct ici du reste de la cavité du corps. Gr., 250 d.

7. Coupe transversale suivant la ligne MM' de la figure 4. Cette coupe passe un peu au-dessous de la fossette pédieuse, par le milieu de la hauteur de la radula. Elle montre un des stylets *d* de celle-ci faisant saillie par sa pointe dans la cavité œsophagienne, et implanté par sa base dans un petit cul-de-sac contre lequel est appliquée la poche sous-œsophagienne ; au-dessous, on voit les sections des deux conduits salivaires qui débouchent dans cette poche à un niveau un peu plus élevé ; tous ces organes sont plongés dans le revêtement musculaire qui entoure le pharynx et l'œsophage. Les deux troncs nerveux pédieux *np* sont coupés obliquement ; très petits, composés seulement de fibres sans cellules nerveuses, ils représentent, à proprement parler, dans cette région, une paire de *connectifs cérébro-pédieux*. Gr., 110 d.

8. Coupe transversale suivant la ligne NN' de la figure 4. Cette coupe passe

un peu au-dessous de la précédente par l'orifice de l'œsophage *œ* dans l'intestin moyen, par le corps même des ampoules salivaires *gs* et par le milieu de la poche sous-œsophagienne *u*, au-dessous de la terminaison de la radula. Dessinée au même grossissement que la figure précédente (110 d.), elle fait ressortir l'accroissement subit de volume des troncs pédieux, ainsi que la présence d'une couche de cellules ganglionnaires qui en font à ce niveau de véritables *ganglions pédieux*, unis par une forte commissure transversale dont on ne voit, en raison de la légère obliquité de la coupe, que la portion en rapport avec le ganglion de gauche, le ganglion de droite ayant été atteint par le rasoir dans sa partie tout à fait supérieure.

Fig. 9. Portion de la figure 7 (région radulaire), plus grossie : *e*, épithélium du pharynx formant sur la ligne ventrale un sillon dans lequel est placée la pointe saillante du deuxième stylet dentaire *d*; dans le cul-de-sac radulaire, au-dessous, sont logés, en outre, deux petits stylets accessoires, qui y sont complètement renfermés; *u*, poche sous-œsophagienne, séparée du cul-de-sac précédent par une cloison mince formée d'une seule couche de cellules; *cs*, conduit salivaire gauche sur le point de s'ouvrir dans la poche sous-œsophagienne; *mc*, couche musculaire circulaire du pharynx; *ml*, bande de fibres musculaires longitudinales, accompagnant de chaque côté les plis de l'épithélium pharyngien. Gr., 330 d.

10. Même région, deux coupes plus loin; coupe passant par le troisième et dernier stylet de la radula. Même disposition générale; seulement le stylet *d*, plus long et plus fort que le précédent, n'est pas accompagné de stylets accessoires; *gs*, portion intermédiaire entre le conduit salivaire et le corps de l'ampoule salivaire, qui commence à se dégager de la couche musculaire *mc*. Gr., 330 d.

PLANCHE XIII.

STYLOMENIA SALVATORI.

Fig. 11. Position et rapports des organes de l'extrémité caudale, vus de profil du côté droit, reconstitués d'après une série de coupes transversales. Le cloaque *cl* et la portion terminale du rectum *r* et des voies génitales *op* sont représentés sectionnés suivant le plan de symétrie du corps. Les parties inférieures de la poche latérale de l'organe précloacal *op* et de l'organe en cordon *s*, qui sont sur un plan antérieur, sont, en outre, coupées transversalement.

Le diamètre relativement considérable de *s* est dû à ce que l'on a englobé sous son contour non seulement le tube qui renferme le stylet et qui est l'organe en cordon lui-même, mais aussi les gaines musculaires et conjonctives qui l'entourent sur la plus grande partie de son trajet, qui occupent notamment toute l'étendue des dépressions latérales de l'organe précloacal (comp. fig. 21) et qui doivent être considérées comme faisant aussi partie de l'organe.

Le contour pointillé au-dessous de la section indique la position qu'oc-

cupaient dans la partie enlevée le tube de l'organe en cordon, le petit canal par lequel il s'ouvre dans la cavité cloacale et son ampoule terminale *a* avec son petit diverticule antérieur. Gr., 80 d.

FIG. 12. Figure d'assemblage destinée à montrer de face les rapports du péricarde *pe* distendu par les œufs *o*, du rectum *r* et de la partie terminale de l'appareil génital. L'origine des oviductes *ov* est seule représentée ; le sommet des cornes de l'organe précloacal *op* a été enlevé, et l'organe lui-même est figuré coupé dans toute sa longueur suivant un plan coronal; *j*, expansion latérale de l'organe précloacal, qui embrasse dans sa concavité l'organe en cordon.

L'organe en cordon *s* du côté droit est représenté ouvert dans toute sa longueur ; *s'*, son stylet, qui n'est libre que dans son tiers inférieur environ et qui au-dessus, est rattaché à la paroi de l'organe par une lame mésentérique *u ; mr*, fibres du muscle rétracteur, qui pénètrent dans le stylet à son origine et contribuent à le former dans sa région supérieure; *mp*, muscle protracteur, extérieur à l'organe et formant une gaine épaisse autour de sa portion terminale; *l*, section du canal commun débouchant dans le cloaque et en lequel se fusionnent les conduits des deux organes en cordon droit et gauche.

13. Coupe transversale suivant la ligne XX' de la figure 11, passant par le point où l'oviducte droit aborde la corne correspondante de l'organe précloacal ; *o*, œufs distendant le sac péricardique. Gr., 110 d.

14, 15, 16, 17. Quatre coupes à travers l'organe en cordon du côté droit et les tissus voisins. Toutes les figures sont orientées de la même manière, la partie correspondant à la face ventrale en bas, pour montrer la torsion de l'organe qui fait presque un tour d'hélice complet sur lui-même. Gr., 250 d.

14. Coupe au voisinage du sommet de l'organe. Le stylet interne *s'* prend naissance comme une invagination de la paroi de l'organe *s* du côté externe. Les fibres musculaires isolées *mr*, qui constituent par leur ensemble le muscle rétracteur, sont éparses dans le parenchyme ambiant; mais quelques-unes *mr'* forment un faisceau longitudinal dans l'épaisseur du bourrelet invaginé qui deviendra le stylet interne.

15. Coupe à l'union du quart supérieur et des trois quarts inférieurs de l'organe. Le stylet *s'* s'est détaché davantage de la paroi *s*, à laquelle il n'est plus rattaché que par un pédicule étroit. Les fibres musculaires rétractrices se sont nettement séparées en deux groupes : un, *mr* extérieur à l'organe et encore diffus, et l'autre, *mr'*, formant la plus grande partie du stylet du côté opposé au pédicule. Les cellules *n*, qui dans la région précédente étaient disséminées au milieu de ces dernières, se sont ordonnées en une couche régulière au-dessous d'elles, et ce sont ces cellules qui paraissent avoir produit la substance hyaline peu colorable qui forme la masse du stylet dans la région voisine du pédicule d'insertion.

16. Coupe vers le milieu de la hauteur de l'organe. Les fibres *mr* du muscle rétracteur forment maintenant un faisceau bien défini, enveloppé dans une tunique propre et qui embrasse la moitié interne du tube de l'or-

gane. Le faisceau *mr'* du stylet a disparu ; *y*, fibres conjonctives portant des noyaux allongés sur leur trajet et occupant, du côté interne, tout l'espace entre le tube de l'organe en cordon et la paroi de l'organe précloacal.

Fig. 17. Coupe à l'union du quart inférieur et des trois quarts supérieurs de l'organe. Le stylet *s'*, constitué en totalité maintenant par les cellules périphériques de la région précédente, est entièrement libre dans le tube *s*, et la gaine musculaire *mr* s'est étendue tout autour de ce dernier ; *l*, hautes cellules formant l'épithélium lacuneux de l'organe précloacal ; *x*, tissu compact, semé de fibrilles et de noyaux allongés, doublant la concavité de la dépression latérale de l'organe précloacal ; *y*, cellules allongées en fibres, reposant sur le tissu précédent et occupant tout l'intervalle entre lui et le tube de l'organe en question.

18. Portion d'un œuf contenu dans le sac péricardique. La présence d'une membrane vitelline et d'un fuseau de division caryokinétique montre que la maturation s'effectue chez cette espèce à l'intérieur du corps, dans le péricarde. Gr., 250 d.

19. Épithélium de la corne supérieure de l'organe précloacal, portion plus grossie de l'organe *op'*, fig. 13 ; *e*, cellules sécrétantes ; *u*, cellules ciliées à noyau allongé, comprimées entre les précédentes. Gr., 250 d.

20. Coupe transversale de la vésicule séminale, renfermant quelques spermatozoïdes *sp*. Gr., 250 d.

21. Coupe transversale du corps suivant la ligne YY' de la figure 11. Cette figure, dont la figure 17 représente une portion plus grossie, montre la réduction du soc pédieux *p* et les rapports de l'organe en cordon *s* avec l'organe précloacal *op*. Gr., 110 d.

22. Coupe transversale suivant la ligne ZZ' de la figure 11 : *c*, canal de l'organe en cordon ; *cc*, conduit commun par lequel les deux organes débouchent dans le cloaque *cl* ; *t*, diverticules en doigt de gant, courts et irréguliers, de la paroi cloacale. Gr., 110 d.

PLANCHE XIV.

STROPHOMENIA LACAZEI.

Fig. 23. *Strophomenia Lacazei* enroulée autour d'un rameau de *Muricæa*, grossie une fois et demie environ.

24. Formes principales des spicules : *a*, spicules du revêtement général ; *b*, grands spicules droits des flancs ; *c*, *c'*, petits spicules arqués de la face ventrale ; *d*, très petits spicules en lame de couteau bordant de chaque côté le sillon pédieux. Gr., 240 d.

25. Coupe tangentielle de la cuticule. La substance de la cuticule forme des alvéoles polyédriques à cloisons minces, dans chacune desquelles est logée une papille pluricellulaire *pa* ; *x*, corpuscules naviculaires transparents, emprisonnés dans la cuticule. Gr., 240 d.

26. Extrémité distale d'une papille enfermée dans son alvéole cuticulaire close en coupe longitudinale. Même grossissement.

Fig. 27. Position et rapports des organes de la région céphalique, reconstitués d'après une série de coupes transversales et vus de profil du côté droit. L'extrémité tout à fait supérieure du corps et la région dorsale ne sont pas figurées. L'enveloppe cuticulaire *q* pénètre en s'amincissant dans les cavités de la bouche *b* et de la fossette pédieuse *f*, où elle se termine par un léger bourrelet. La cavité buccale *b*, garnie de papilles, est séparée de l'entrée de l'œsophage *œ* par un diaphragme *v* percé d'un orifice central. Il n'y a pas de région pharyngienne distincte de l'œsophage proprement dit, sauf le petit cul-de-sac inférieur *ph* et celui qui lui fait face au-dessus. L'œsophage descend en déprimant la paroi du cul-de-sac frontal de l'intestin moyen *i'*, dans lequel il s'ouvrira plus bas ; *gs*, extrémité supérieure du tube pelotonné, qui représente probablement une glande salivaire ; la double ligne pointillée représente le trajet de sa circonvolution au-dessous de la partie sectionnée et montre que le tube est unique. Gr., 50 d.

28. Position et rapports des organes dans la région caudale ; l'extrémité inférieure du corps et la région dorsale ne sont pas figurées. Les deux organes précloacaux *op'* sont séparés dans toute leur hauteur et s'ouvrent isolément à la base du rectum *r ; o* et *o'*, double orifice externe de la cavité cloacale ; *co*, début de l'invagination cardiaque dans le péricarde ; au-dessous, la place et l'étendue du cœur sont marquées extérieurement par le pli du sac péricardique. Gr., 50 d.

29. Coupe transversale par l'œsophage *œ* et la région supérieure de la fossette pédieuse *f ; gl*, glandules œsophagiennes ; *mu*, gaine musculaire de l'œsophage ; *b*, bourrelets latéraux fortement ciliés de la fossette pédieuse, où aboutissent les canalicules *h* des cellules de la glande supra-pédieuse ; *a*, gouttière antérieure correspondant, un peu plus bas, à l'orifice de la fossette. Gr., 75 d.

30. Coupe transversale suivant la ligne HH' de la figure 27 : *œ*, œsophage avec son volumineux bourrelet dorsal ; *v*, diaphragme séparant l'œsophage de la cavité buccale ; *b*, papilles buccales ; *q'*, cuticule invaginée dans le vestibule buccal. Les troncs nerveux stomato-gastriques *ns* et les connectifs cérébro-pédieux *np* sont noyés au milieu des lobes de la glande supra-pédieuse *gm*. Gr., 45 d.

31. Coupe transversale suivant la ligne XX' de la figure 28 : *o*, œufs distendant la portion antérieure du péricarde ; *co*, cœur libre dans la région postérieure du péricarde, qui est vide d'œufs ; *op'*, les deux organes précloacaux situés sur les côtés du rectum *r*, qui est très réduit de calibre, et sur la face latéro-dorsale desquels remontent les oviductes *ov*. Gr., 45 d.

SUR L'INTERPRÉTATION

DE

LA FÉCONDATION MÉROGONIQUE

ET SUR

UNE THÉORIE NOUVELLE DE LA FÉCONDATION NORMALE

PAR

YVES DELAGE
Professeur à la Faculté des sciences de Paris.

Les résultats et les conclusions des recherches publiées dans ce journal [1], et dont j'ai donné un court résumé dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences* (séance du 23 octobre 1899), ont provoqué, de la part de MM. Giard [2] et Le Dantec [3], des critiques auxquelles je crois devoir répondre. Ces critiques portent sur deux points : 1° l'intérêt et la nouveauté de mes recherches ; 2° l'interprétation de leur résultat.

MM. Giard et Le Dantec s'accordent à présenter mes expériences comme une simple extension de celles des Hertwig et de Boveri. Je n'aurais fait que reproduire, chez les Mollusques et les Vers, des observations déjà faites chez les Oursins.

C'est là une manière fort inexacte de présenter les choses, et il

[1] Yves Delage, *Études sur la mérogonie* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3e sér., t. VII, p. 383 à 417, 11 figures, 1899).

[2] A. Giard, *Sur le développement parthénogénétique de la microgamète des Métazoaires* (*C. R. Soc. Biol.*, 2e sér., vol. I, n° 32, p. 857 à 860, séance du 10 novembre 1899).

[3] Le Dantec, *L'équivalence des deux sexes dans la fécondation* (*Revue générale des sciences pures et appliquées*, t. XX, n° 22, du 30 nov. 1899, p. 854-863).

suffit, pour s'en convaincre, de lire le bref résumé que je donne de l'état de la question dans ma première note aux *Comptes rendus de l'Académie des sciences* (séance du 10 octobre 1898).

Les frères Hertwig [1] ont eu les premiers, en 1887, l'idée de soumettre à la fécondation des fragments d'œufs d'Oursin. Ils constatèrent la présence, dans ces fragments, d'un pronucléus mâle et en conclurent qu'ils avaient été fécondés; mais ils ne purent observer aucun développement à la suite de cette pénétration, en sorte que la fécondation n'était pas démontrée. Il ne suffit pas qu'un spermatozoïde entre dans un œuf pour le féconder, ni même qu'il y développe un aster; il faut qu'il y accomplisse la totalité des opérations nécessaires pour déterminer son développement, et tant qu'on n'a pas ou observé la série complète de ces opérations, ou constaté au moins un commencement de développement, on ne peut affirmer qu'il y a eu fécondation. M. Le Dantec, en disant que, dans l'expérience des Hertwig, « un spermatozoïde, pénétrant dans un de ces ovules sans noyau, *déterminait sa segmentation* », dit une chose inexacte, que les Hertwig eux-mêmes n'ont jamais prétendue, et cela est d'autant plus grave que c'est lui qui souligne les mots qui contiennent cette inexactitude.

En 1889, Boveri [2] opéra la fécondation croisée sur des fragments d'œufs, et déclara avoir constaté que les larves hybrides étaient de la race pure du père. Son mémoire produisit une très grosse sensation parce qu'il tranchait une question importante, celle du siège des caractères héréditaires dans les éléments sexuels. Puisque le cytoplasme ovulaire, sans noyau, ne donnait aucun des caractères de sa race, tandis que le spermatozoïde, formé presque exclusivement d'un noyau, donnait tous ceux de la sienne, c'est que le substratum de l'hérédité était dans le noyau.

[1] O. et R. Hertwig, *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss aüsserer Agentien* (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, t. XX, p. 120-241, 477-510, pl. 3-9, 1887).

[2] Th. Boveri, *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften* (*Sits. Ber. Ges. Morph. Phys. München*, vol. V, p. 73-83, 3 figures, 1889).

Mais, pour juger une expérience, il ne faut pas la prendre en bloc, il faut l'analyser. Boveri, pour se procurer des fragments d'œufs sans noyau, opérait comme les frères Hertwig, en secouant longtemps et avec violence des œufs d'Oursin dans un tube de verre à moitié plein d'eau. Voilà ce que M. Le Dantec appelle «avoir réussi, par une agitation convenablement réglée, à enlever le noyau ». Après ce traitement aveugle et brutal, le liquide contient, en outre des œufs entiers, un certain nombre de fragments. Boveri ajoute du sperme à toute la masse, obtient des Pluteus et, observant ces Pluteus, constate trois choses : 1° certains d'entre eux ont une taille inférieure à la normale, d'où il conclut qu'ils proviennent de fragments d'œufs ; 2° ces mêmes Pluteus ont leurs noyaux plus petits, d'où il conclut que les fragments dont ils proviennent étaient sans noyau ; 3° enfin, ils sont de race paternelle pure, d'où il conclut que le cytoplasme ovulaire ne leur a transmis aucun caractère de la lignée maternelle et que, par suite, les caractères héréditaires ont pour substratum le noyau seul. Or, ce sont là des inductions qui ne sont nullement certaines. Aussi ont-elles été attaquées vigoureusement par Werworn [1] en 1891, par Morgan [2] en 1893 et 1896 et surtout par Seeliger [3] en 1895. Leurs expériences et observations comparatives précises ont établi que : 1° la taille des noyaux est variable et qu'elle est souvent inférieure à la normale chez les embryons à petites cellules provenant de fragments ovulaires nucléés, d'où il résulte que l'absence de noyau maternel dans les fragments d'origine des Pluteus de Boveri n'est rien moins que certaine ; 2° que les Pluteus hybrides provenant de la fécondation d'œufs intacts sont très variables, que leurs caractères ne sont pas forcé-

[1] M. Verworn, *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns* (*Pflüger's Archiv f. ges. Physiol.*, vol. LI, 1891).

[2] T.-H. Morgan, *Experimental studies on Echinoderm eggs* (*Anat. Anz.*, vol. XI, p. 141-152, 4 figures, 1893) et *The fertilisation of non nucleated fragments of Echinoderm eggs* (*Arch. Entw. Mech.*, vol. II, p. 268-281, 3 figures, 1896).

[3] O. Seeliger, *Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften?* (*Arch. Entw. Mech.*, vol. I, p. 203-223, 3 figures, pl. VIII et IX, 1895.)

ment intermédiaires à ceux des larves des espèces parentes, qu'ils présentent une combinaison quelconque des caractères des deux races parentes et qu'il en est parmi eux dont les caractères sont exclusivement paternels [1].

De tout cela résulte que Boveri n'a démontré ni la présence exclusive du substratum des caractères héréditaires dans le noyau, ni même la fécondation de fragments ovulaires anucléés. En ce qui concerne ce dernier point, il n'est pas inutile de rappeler que Boveri, ayant isolé 200 fragments anucléés, n'a pas pu réussir à en féconder un seul. L'expérience de Boveri, après avoir été accueillie avec enthousiasme, était donc tombée dans un complet discrédit, malgré les efforts de son auteur [2] pour atténuer les arguments de ses contradicteurs.

On voit par là s'il est juste de dire qu'en montrant cette fécondation et ce développement, chez des œufs individuellement coupés en fragments dans lesquels l'absence de noyau était démontrée *de visu*, je n'ai fait qu'étendre une notion déjà acquise. En outre, il est vraiment incompréhensible que M. Giard ait pu écrire que les expériences de Boveri avaient été confirmées par celles de Morgan, Verworn, Seeliger, quand ces auteurs ont précisément contredit et démoli les résultats de Boveri.

C'est plutôt dans les recherches récentes de Morgan et surtout de

[1] Rien n'est plus imprudent que de tirer des conclusions, dans de telles expériences, des caractères extérieurs de larves obtenues ; dans les fécondations même normales, il y a toujours une bonne proportion d'individus nains ou monstrueux. *A fortiori* en est-il de même pour des œufs soumis à un traumatisme violent et élevés en espace confiné, ce qui fréquemment détermine la formation d'individus plus ou moins monstrueux. Dans le mémoire *in extenso* dont ma note à l'Académie n'est que le bref résumé, j'ai décrit et figuré un Pluteus mérogonique à bras rudimentaires. S'il était provenu d'une hybridation avec une race présentant ce caractère à l'état normal, en raisonnant comme Boveri, on aurait considéré cela comme un caractère paternel ; et c'eût été une grosse erreur, puisque le Pluteus en question était de race pure et d'une race où les bras sont très longs.

[2] Boveri, *Ueber die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardirung* (*Arch. Entwick. Mech.*, vol. II, p. 394-444, pl. 24 et 25, 1895).

Ziegler dont ni M. Giard, ni M. Le Dantec ne citent les travaux, qu'on peut chercher des antécédents à mes expériences de mérogonie. En 1896, Ziegler [1] avait un jour obtenu, par hasard, la section d'un œuf d'Oursin fécondé en deux fragments contenant l'un le pronucleus ♂, l'autre le pronucleus ♀. En 1898, il arriva [2] à reproduire expérimentalement la même section et constata que le fragment à pronucléus ♂ se segmentait et donnait une blastula. Mais Ziegler opérait sur des œufs fécondés lorsqu'ils étaient encore intacts, et déduisait d'observations sur les figures caryocinétiques, l'absence de noyau femelle dans le fragment qui se développait ; ce qui me paraît exclure la possibilité d'une fécondation normale, avec moins de certitude, que lorsqu'on soumet à la fécondation, comme je l'ai fait, des fragments détachés de l'œuf non fécondé.

En 1896, T. H. Morgan [3] obtint la fécondation de fragments anucléés obtenus par secouage. Mais il ne put dépasser le stade à 16 blastomères et déclara qu'il croyait impossible que de tels fragments pussent donner des larves normales.

Mais laissons ces questions de mérite relatif des observations et passons à celle, bien autrement importante, de l'interprétation des phénomènes.

Tout d'abord, je dois relever une erreur dont je ne conçois pas que mes contradicteurs aient pu être victimes. M. Giard m'accuse de changer la définition de la fécondation normale et de nier chez celle-ci l'intervention du noyau femelle. M. Le Dantec insiste sur cette idée et écrit : « Pour M. Delage, en un mot, la fécondation se réduit à ceci : la femelle fournit le cytoplasme, le mâle apporte

[1] Ziegler (H. E.), *Einige Beobachtungen zur Entwickelungsgeschichte der Echinodermen* (*Ver. Deutsch. Zool. Gesellsch.*, 6e Vers., p. 136-155, 5 figures, 1896).

[2] Ziegler (H.-E.), *Experimentelle Studien über die Zelltheilung. I Mitth.* : 1 *Die Zerschnurung der Seeigeleier; 2 Fuchung ohne Chromosomen* (*Arch. Entw. Mech.*, vol. VI, p. 249-293, 3 figures, pl. 13 et 14, 1898).

[3] *Loc. cit.*

le centrosome et le noyau. Comment alors expliquer que le petit-fils tienne de son grand-père maternel? » Ai-je jamais dit que, dans la fécondation normale, il n'y a pas de noyau femelle ou que ce noyau n'intervient pas? Aurais-je créé le terme de *fécondation mérogonique* si cette fécondation n'eût pas été différente de la fécondation normale? Tout ce que Fol, Van Beneden, Hertwig, Guignard, Strasburger et d'autres nous ont appris sur la fécondation normale reste vrai et inattaqué. Ce n'est pas là ce qui est en question; ce qui est en question, c'est de savoir, et je l'ai exprimé avec la dernière netteté dans les phrases mêmes citées par M. Le Dantec, si le noyau femelle est nécessaire à l'évolution de l'embryon ou s'il ne lui est qu'utile en lui procurant les avantages de l'amphimixie nucléaire; si, en mettant à part l'amphimixie, l'aptitude à la variation, la compensation et la combinaison dans le produit des caractères héréditaires des parents, et en envisageant le seul point de vue de l'évolution de l'œuf en embryon et de la formation des organes, le noyau femelle n'est pas inutile. Mes expériences ont répondu par l'affirmative.

M. Giard me fait dire aussi que, dans mes expériences, le taux des réussites de fécondation est plus élevé pour les œufs mérogonisés que pour les œufs soumis à la fécondation artificielle dans des vases plus ou moins spacieux. Je n'ai point dit cela, et, dans ces termes, l'affirmation serait fausse. J'ai comparé, comme je devais le faire, mes œufs mérogonisés, fécondés dans une goutte d'eau en chambre humide, aux œufs intacts, fécondés de même dans une goutte d'eau en chambre humide, afin que la part d'insuccès due aux conditions accessoires de l'expérience, fût, autant que possible, la même pour les deux sortes d'œufs comparées. M. Giard se trompe également quand il dit que mes œufs étaient incomplètement mûrs et dévoraient les spermatozoïdes au lieu de se laisser féconder par eux, afin de se procurer le complément d'aliments nécessaire pour arriver à une maturation complète. Les œufs étaient entièrement mûrs, comme le montre le fait qu'ils étaient presque tous fécondés

si on les additionnait de sperme dans de larges cristallisoirs ; en outre, ceux que je fécondais dans une goutte d'eau étaient, malgré mon attention à ne pas mettre trop de sperme, entourés d'un si grand nombre de spermatozoïdes, qu'il en serait resté de quoi en féconder des centaines après qu'ils en auraient mangé autant qu'ils auraient pu.

J'arrive à l'interprétation de la fécondation mérogonique et ici je dois répondre séparément à M. Le Dantec et à M. Giard qui proposent deux interprétations différentes.

L'explication de M. Le Dantec mérite d'être citée tout au long : « J'ai déjà montré plus haut que le centrosome pouvait, logiquement [1], être considéré comme *diffus* dans l'ovule et non comme déficient. Une remarque analogue peut se faire, au sujet de la substance nucléaire dont une grande partie au moins, nous l'avons vu, pendant la caryocinèse, se trouve mélangée au cytoplasma et, dans l'ovule, *reste mélangée au cytoplasma*. De sorte que ce qui serait fécondé dans les expériences de mérogonie, ce serait, non pas un morceau de cytoplasma pur, mais une sorte de substance monérienne contenant, intimement mélangées sans forme figurée, toutes les substances constitutives de la cellule, cytoplasme, centrosome, noyau. »

Ainsi, la fécondation mérogonique serait l'*union du spermatozoïde à des substances amorphes mélangées dans le cytoplasme!* Et c'est à moi que l'on reproche de mutiler la définition consacrée de la fécondation ! !

Il n'est pas besoin de creuser beaucoup la question pour voir que la distinction que veut établir M. Le Dantec, entre le *cytoplasma pur*

[1] Dans l'espèce, *logiquement* signifie déduit par le raisonnement, en l'absence de toute observation infirmative ou confirmative. Or, *logiquement*, les choses pourraient se passer d'une autre façon, l'ovocentre pourrait être expulsé avec le deuxième globule polaire. Les auteurs qui parlent de sa disparition sont muets sur ce qui se passe ou parfois indiquent qu'il se désagrège.

et sa *substance monérienne* n'est pas soutenable. Depuis qu'il existe des cellules nucléées, de continuels échanges osmotiques entre le cytoplasme et le noyau ont incorporé au premier des substances venues du second ; depuis qu'il y a une division indirecte, l'enchylema nucléaire s'est répandu dans le cytoplasme au moment de la disparition de la membrane nucléaire ; en sorte qu'un *cytoplasma pur*, ne contenant rien qui vienne du noyau, n'existe pas et ne peut pas exister. La substance monérienne de M. Le Dantec, même y compris le liquide provenant de la dissolution supposée de l'ovocentre, c'est le cytoplasme pur de tout le monde. Il n'y a pas lieu d'insister.

Tout autre est l'interprétation de M. Giard. Pour lui, la fécondation mérogonique n'est pas une vraie fécondation [1], c'est une *parthénogenèse mâle*.

Passons sur l'impropriété de l'expression et discutons l'idée qu'elle renferme. Dans la parthénogenèse vraie, la parthénogenèse femelle, un œuf se développe sans rien emprunter au sexe opposé. Ici, avons-nous un spermatozoïde se développant sans rien emprunter au sexe femelle ? Nullement, puisqu'il s'immerge dans une masse de cytoplasme ovulaire quelque 500000 fois plus volumineuse que lui. M. Giard ne conteste pas le fait, il lui incombe donc de démontrer que la présence de cette masse énorme de cytoplasme ovulaire autour du spermatozoïde n'empêche pas que le développement de l'ensemble soit parthénogénétique mâle. Or, il ne démontre rien de cela. Il semble, cependant, que la différence entre la vraie parthénogenèse femelle, où l'ovule n'emprunte rien au sexe mâle, et sa prétendue parthénogenèse mâle mérogonique, où le spermatozoïde emprunte au sexe femelle une masse de cytoplasme un demi-

[1] A l'instant même, je reçois de Marcus Hartog, dont la compétence en ces matières est bien connue, une lettre datée du 3 décembre 1899, où il dit en parlant des fécondations mérogoniques : « Pour ma part, je les considère comme de véritables fécondations, bien qu'essentiellement différentes des fécondations ordinaires. »

million de fois plus volumineuse que lui, que cette différence, dis-je, ne soit pas, *a priori*, insignifiante et qu'il faille autre chose qu'une affirmation pure et simple pour démontrer qu'elle est négligeable.

Ce que M. Giard n'a point fait, cherchons à le faire pour lui.

Pour que le cytoplasme ovulaire ne joue aucun rôle essentiel dans l'évolution mérogonique, il faudrait, ou que le cytoplasme, même lorsqu'il conserve sa structure typique et ses fonctions, ne fût qu'une substance accessoire, sans importance et sans initiative dans l'évolution qui serait dirigée par le noyau seul, ou que, dans le cas particulier de la mérogonie, le cytoplasme ovulaire perdît toute action sur le développement, par le fait qu'il déchoirait au rôle de substance nutritive et céderait la place au cytoplasme spermatique, qui persisterait seul dans la larve, à titre d'élément structuré. Examinons successivement la valeur de ces deux hypothèses.

La première repose uniquement sur la vieille notion, aujourd'hui battue en brèche, du *rôle directeur du noyau.* Cette notion est principalement fondée sur une interprétation abusive des remarquables expériences de Balbiani sur la mérotomie des Infusoires. Quand on sectionne un Stentor, un fragment contenant le noyau ou une partie du noyau peut régénérer ce qui lui manque et continuer à accomplir toutes les fonctions de la vie; au contraire, tout fragment sans noyau peut vivre quelque temps, mais est incapable de s'accroître, de régénérer ce qui lui manque et de se reproduire; d'où la conclusion que c'est le noyau qui gouverne les fonctions vitales. Le vice du raisonnement saute aux yeux. Il est vrai que le cytoplasme seul ne peut accomplir toutes les fonctions vitales, mais, où a-t-on vu qu'un noyau seul pût en accomplir même une seule ? Le noyau privé de cytoplasme est encore bien plus incapable de vivre que le cytoplasme sans noyau, et il serait tout aussi légitime de dire : un noyau sans cytoplasme ne peut accomplir aucune des fonctions vitales ; un noyau avec cytoplasme peut les accomplir toutes; donc, c'est le cytoplasme qui dirige ces fonctions. En réalité,

rien de tout cela n'est vrai : la cellule n'est pas plus un cytoplasme régi par un noyau qu'un noyau régi par un cytoplasme, c'est un organisme doué de propriétés résultant d'un consensus et des actions synergiques du cytoplasme et du noyau, aussi nécessaires l'un que l'autre à la manifestation complète des énergies vitales de l'ensemble. Donc il n'est pas permis de considérer, comme ne devant rien au sexe femelle, un développement dans lequel intervient du cytoplasme ovulaire.

La seconde hypothèse consistant à dire que le cytoplasme ovulaire serait absorbé par le cytoplasme spermatique, qui se substituerait à lui pour former le cytoplasme des cellules de l'embryon, ne repose sur aucun fondement.

Quand on avance une assertion aussi fortement paradoxale que celle qu'exprime cette hypothèse, il faut au moins l'appuyer de quelques preuves. M. Giard n'en donne pas. Cherchons donc nous-mêmes sur quoi on pourrait l'étayer.

La différence essentielle entre le cytoplasme ovulaire agissant comme organe femelle spécifique et ce même cytoplasme utilisé à titre de simple substance alimentaire, ne saurait être que celle-ci : dans le premier cas, sa structure physique, histologique, intervient; dans le second, il n'est tenu compte que de la nature chimique de sa substance. Dès lors, si l'on détruit la structure physique en laissant intacte la substance chimique, celle-ci doit suffire au spermatozoïde pour se développer. Je propose donc à M. Giard l'expérience suivante : qu'il crève des œufs d'Oursin et les réduise en une bouillie amorphe et qu'il place dans cette bouillie des spermatozoïdes. Si ces spermatozoïdes lui donnent des Pluteus, j'admettrai son interprétation de la mérogonie.

Si M. Giard se récuse en disant que le spermatozoïde ne peut assimiler la nourriture ovulaire que lorsque celle-ci a sa structure normale, nous lui ferons remarquer qu'attribuer à la structure du cytoplasme un tel rôle, en lui refusant celui de servir à la constitution de l'édifice embryonnaire, c'est appuyer une hypothèse para-

doxale sur une hypothèse indémontrable, procédé qui n'est pas admis dans les sciences.

En attendant la réussite de l'expérience proposée, examinons les faits qui sont à la connaissance de tous.

Voilà notre cytoplasme ovulaire hébergeant un noyau spermatique avec son centrosome. Un quart d'heure après, on le voit se diviser identiquement de la même façon que celui d'un œuf intact, normalement fécondé. Les deux blastomères issus de cette division ont un cytoplasme, je pense. La substance qui entoure leur noyau n'est pas une bouillie alimentaire. On n'a nul droit de prétendre qu'il n'est pas du vrai cytoplasme cellulaire normal, quand aucune différence observable au microscope ou décelable par les réactifs ne se montre entre lui et le cytoplasme des blastomères d'un œuf entier normalement fécondé. Or, ce cytoplasme, d'où vient-il ? C'est celui même du fragment ovulaire anucléé soumis à la fécondation. Pour que l'hypothèse de M. Giard fût vérifiée, il faudrait montrer que ce cytoplasme est d'origine spermatique, qu'il provient de la parcelle qu'a apportée le spermatozoïde, laquelle parcelle se serait étendue et aurait englobé le cytoplasme ovulaire réduit à la condition d'aliment. Or, cette parcelle de cytoplasme spermatique n'est pas la millième partie de la tête du spermatozoïde, laquelle n'équivaut pas à deux millioniènes de la masse du cytoplasme ovulaire. Il faudrait vraiment que ce cytoplasme spermatique fût doué d'une prodigieuse faculté d'assimilation, pour absorber un tel volume de substance nutritive en un quart d'heure. Si M. Giard vient dire que la substitution du cytoplasme spermatique au cytoplasme ovulaire peut n'être que progressive, et qu'il y a, au début, dans les cellules de l'embryon, deux cytoplasmes distincts, l'un femelle, destiné à être digéré, l'autre mâle, destiné à rester seul après avoir assimilé le premier, je lui demanderai de nous montrer ces deux cytoplasmes, de nous donner des preuves de cette digestion, de cette substitution de l'un à l'autre; et comme il ne le fera pas, je lui répéterai encore qu'il n'est pas scientifique de se retrancher derrière des hypothèses

invérifiables pour éviter la démonstration d'hypothèses paradoxales.

N'est-il pas abusif de supposer une évolution aussi extraordinaire, quand aucun phénomène observable ne nous en montre la moindre trace? Et, n'est-il pas plus simple de tirer de l'expérience sa conclusion naturelle, savoir, que les blastomères se composent d'un noyau de provenance exclusivement mâle, logé dans un cytoplasme de provenance exclusivement femelle (sauf la fusion dans la masse de la minime parcelle de cytoplasme spermatique), sans nier d'ailleurs les modifications de l'un par l'autre par les échanges osmotiques qui s'opèrent entre eux; et que ce cytoplasme ovulaire, dans l'embryon mérogonique, a conservé ses qualités d'organe spécifique, basées sur sa structure physique et sa constitution chimique, puisque aucun indice ne nous montre qu'il ait, à aucun moment, déchu au rôle de simple substance alimentaire?

Il y a, cependant, encore une troisième manière de voir, qui consisterait à déclarer parthénogénétique tout développement non précédé de la fusion de deux noyaux de sexe opposé, et je ne serais pas étonné que ce fût là, au fond, l'idée de M. Giard. Dans ce cas, il n'y a pas de doute, la mérogonie est une parthénogenèse, mais cela ne donne pas raison à mon contradicteur.

D'abord, je ne vois pas pourquoi cette parthénogenèse serait plutôt mâle que femelle, puisque les deux sexes fournissent, l'un et l'autre, une partie de substance et que la subordination fonctionnelle du cytoplasme au noyau n'est pas démontrée.

Mais, passons sur ce point.

Si l'on accepte la définition de M. Giard, il se trouvera qu'il y a deux sortes de parthénogenèse : une parthénogenèse vraie, où le produit sexuel, mâle ou femelle, se développera sans rien emprunter au sexe opposé, et une parthénogenèse mâle particulière (dans le cas de la mérogonie), où le produit sexuel mâle emprunte au sexe femelle le cytoplasme de l'ovule. On aura donc réuni, sous le même vocable, deux choses fondamentalement différentes, ce qui n'a que des inconvénients. Quel intérêt y aurait-il, en effet, à définir la mérogonie une

parthénogenèse ? Un intérêt très grand, celui de faire entrer un fait nouveau, inconnu, dans une catégorie ancienne et connue. Mais, pour que l'avantage soit réel, la condition essentielle est que les faits que l'on rapproche soient réellement semblables ; dans ce cas particulier, il faudrait que la mérogonie soit semblable à la parthénogenèse vraie, non par le nom seulement, mais par l'essence du phénomène. Or, nous avons démontré qu'elle en est profondément différente. Dès lors, il n'y a qu'à rejeter l'assimilation proposée par M. Giard ; elle n'explique rien et apporte de la confusion en réunissant des choses différentes sous une étiquette commune.

Ainsi, la conclusion de mes expériences reste inébranlée. La fécondation normale est bien l'union d'un noyau mâle à un noyau femelle dans le cytoplasme ovulaire, mais, ce qui est essentiel dans le phénomène, c'est *la réunion du noyau spermatique au cytoplasme ovulaire.* La participation du noyau femelle peut procurer au produit des avantages importants au point de vue de la multiplicité, de la combinaison, de la compensation des tendances évolutives, au point de vue de l'aptitude à une variation modérée et de la modération des tendances à une variation exagérée, au point de vue, en un mot, des relations de l'individu avec ses semblables et avec le milieu ; mais elle n'est pas nécessaire, ni même sans doute utile, à l'évolution de l'embryon et à la formation de ses organes. Ce qui est essentiel, à ce point de vue, c'est la *substitution d'un noyau mâle* [1] *au noyau femelle dans le cytoplasme ovulaire.*

Mais quelle est l'utilité de cette substitution ? Pourquoi un cytoplasme ovulaire, contenant un noyau mâle, se développe-t-il, tandis que ce même cytoplasme, contenant un noyau femelle, ne se développe pas, bien que ce noyau femelle soit morphologiquement équivalent au noyau mâle ?

C'est ce que nous allons, maintenant, chercher à éclaircir.

[1] Une fois pour toutes, disons que, par noyau, nous entendons dans cet article l'ensemble inséparable formé par le noyau et le spermocentre.

L'éminent professeur de Chicago, Jacques Lœb [1], vient de publier de très intéressantes expériences sur le déterminisme de la parthénogenèse (il s'agit ici de la parthénogenèse vraie) chez l'Oursin. Des expériences antérieures, exécutées par lui et par d'autres, avaient montré que les métaux qui favorisent la coagulation, en particulier *Ca,* sont inhibiteurs : ils arrêtent les contractions musculaires et retardent le développement des œufs fécondés. Ceux, au contraire, qui s'opposent à la coagulation, *K*, *Na* et surtout *Mg*, sont excitants : ils provoquent des contractions musculaires en l'absence de toute autre excitation et favorisent le développement des œufs fécondés. Si l'on soumet à leur influence des œufs non fécondés, on voit le noyau se diviser plusieurs fois successivement dans le cytoplasme indivis ; et si l'on transporte alors ces œufs dans l'eau de mer normale, le cytoplasme se divise à son tour.

Mais, dans ces expériences antérieures, on n'était parvenu à obtenir que des embryons informes. Dans ses nouvelles expériences, Lœb est arrivé à un résultat bien plus remarquable. En plaçant, pendant deux heures, des œufs d'Oursin non fécondés, dans une solution exactement titrée d'eau de mer additionnée de chlorure de magnésium [2], et les reportant ensuite dans l'eau de mer naturelle, il a réussi à les faire développer parthénogénétiquement et à obtenir des blastulas et des Pluteus normaux. Dans des solutions plus faibles, on n'obtient qu'un développement incomplet et des embryons informes. C'est là un résultat tout à fait remarquable et qui fait le plus grand honneur à son auteur.

Lœb en tire cette conclusion, que, dans la fécondation normale, le spermatozoïde apporte à l'œuf, non pas peut-être spécialement du

[1] J. Lœb, *On the Nature of the process of fertilisation and the artificial production of normal larvæ (Plutei) from the unfertilised eggs of the sea Urchin* (*Amer. Journ. of physiol.*, vol. III, p. 135-138, 1899).

[2] Parties égales d'eau de mer et d'une solution de $MgCl^2$ à $\frac{20}{8}$ *n*. On sait que *n* indique la *solution* dite *normale,* contenant autant de grammes par litre que le poids atomique du sel contient d'unités.

$MgCl^2$, mais des atomes métalliques qui lui manquent pour se développer parthénogénétiquement.

Cette conclusion, à notre avis, dépasse la portée de l'expérience.

En 1886, Tichomirov [1] a montré que des œufs non fécondés de Bombyx (*Sericaria mori*) se développaient jusqu'au stade de la formation des membranes embryonnaires, après une courte immersion dans l'acide sulfurique concentré ou après brossage. Morgan a constaté que l'eau de mer concentrée produit le même résultat chez l'Oursin. D'autre part, J. Dewitz [2] a établi que des œufs non fécondés de Grenouille et de Rainette, traités par le sublimé, et Koulagine [3], que des œufs de Poissons et d'Amphibiens, traités par du sérum antidiphtéritique, entrent en développement.

Dira-t-on que le spermatozoïde de l'Oursin apporte à l'œuf de la femelle l'ensemble des sels de la mer sous un état de concentration plus grande, ou celui du *Sericaria* de l'acide sulfurique, ou celui des Amphibiens et des Poissons, du bichlorure de mercure, ou du sérum antidiphtéritique?

Ces cas sont absolument comparables à celui de J. Lœb, et ce n'est pas le fait que le développement se poursuit plus loin et plus normalement dans l'expérience de Lœb qui établit entre eux une différence qualitative. C'est partout le même phénomène, au fond, et il n'est pas logique d'attribuer aux uns une explication fondamentalement différente de celle qui est valable pour les autres. Dans toutes ces expériences précédentes, on a interprété avec raison l'action du réactif, acide sulfurique, sublimé, toxines, eau de mer concentrée, brossage, comme une excitation de l'œuf vierge, qui le rend susceptible de se développer sans fécondation, sans en dé-

[1] TICHOMIROV (A.), *Sullo sviluppo delle uova del bombice del gelso sotto l'influenza dell' eccitazione meccanica e chimica* (*Boll. Mens. Bachicolt, Padova,* 1886, 7 pages).

[2] J. DEWITZ, *Kurze Notiz über die Furchung von Froscheiern in sublimatlösung* *Biol. Centralbl.*, vol. VII, p. 93 et 94, 1887).

[3] KOULAGINE, *Ueber die Frage der geschlechtlichen Vermerung bei den Thieren* (*Zool. Anz.*, vol. XXI, p. 653 à 657, 1898).

duire que l'acte de la fécondation agit par une excitation de même nature que celle des agents en question.

Des expériences anciennes et de celles plus récentes de Lœb, il convient donc de conclure uniquement ceci : que l'œuf vierge, bien qu'il contienne tout ce qui est morphologiquement nécessaire au développement, est trop peu excitable pour entrer spontanément en développement ; mais qu'en l'excitant plus énergiquement, soit par des actions mécaniques ou chimiques brutales, soit plutôt en le plaçant dans un milieu spécial particulièrement excitant, on peut le faire développer sans le secours de la fécondation.

D'autre part, mes expériences de mérogonie ont fait voir que, en substituant dans le cytoplasme ovulaire au noyau femelle un noyau mâle, on obtient un développement spontané dans le milieu naturel. Elles démontrent par là : 1° que ce qui était insuffisamment excitable dans l'œuf vierge, c'était le noyau ; 2° que le noyau du spermatozoïde au contraire est, par lui-même, assez excitable pour se développer lorsqu'il est mis dans le cytoplasme ovulaire à la place du noyau femelle.

Cela nous éclaire sur la nature de la fécondation.

L'œuf ne se développe pas sans fécondation, parce qu'une de ses parties, le noyau, est formée d'une substance trop inerte pour déterminer le développement. Le spermatozoïde isolé ne se développe pas, bien que son noyau soit suffisamment excitable, parce qu'il lui manque des substances nécessaires au développement, le cytoplasme, dont il n'a qu'une parcelle insignifiante, et les réserves nutritives, dont il est absolument privé. La fécondation a pour but de réunir un cytoplasme suffisamment abondant et suffisamment pourvu de réserves, donc tel qu'il est dans l'ovule, à un noyau suffisamment excitable, comme est celui du spermatozoïde. Rigoureusement, elle peut être définie : *la substitution, dans le cytoplasme ovulaire, d'un noyau mâle suffisamment excitable au noyau femelle inerte.*

Dans la mérogonie, elle est réduite à cela strictement. Dans la fécondation normale, il n'y a pas substitution du noyau mâle au

noyau femelle, mais addition et fusion des deux noyaux. Mes expériences de mérogonie montrent que cela ne constitue pas une nécessité, ni même, sans doute, un avantage au point de vue de l'évolution de l'embryon et de la formation de ses organes ; mais elles n'excluent pas la possibilité d'un avantage indirect, relativement aux rapports de l'individu avec la nature, avec ses congénères, avec ses ennemis et ses proies, avec les conditions ambiantes de toute sorte, par le moyen de son aptitude à la variation, et des avantages divers qu'il peut tirer du fait qu'il a deux parents complets au lieu d'un seul.

Bien que la cause de cette différence d'excitabilité soit encore à déterminer, c'est un résultat de haute importance que de pouvoir réduire à une différence d'excitabilité, la différence entre les produits germinaux des deux sexes. Cela nous donne une nouvelle et bien suggestive explication des globules polaires. On conçoit, en effet, que le noyau mixte de l'œuf fécondé pourrait n'être pas assez excitable pour se développer dans son milieu naturel, si la partie excitable provenant du mâle était diluée dans une trop grande quantité de substance nucléaire femelle inerte. Cela nous permet enfin d'expliquer le résultat le plus paradoxal de mes expériences de mérogonie. J'ai montré que le cytoplasme ovulaire privé de noyau femelle est plus facilement fécondé que l'œuf normal. C'est qu'en effet, dans ce cas, aucune parcelle de substance nucléaire femelle inerte ne peut affaiblir la haute excitabilité du noyau mâle et contrarier un développement qui a déjà assez à faire de lutter contre les difficultés provenant du traumatisme opératoire et des conditions fâcheuses où l'on est obligé de le mettre pour le maintenir en observation.

LES CARYOPHYLLIES DE PORT-VENDRES

PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

Membre de l'Institut.

I

Il y a déjà longtemps qu'en faisant des recherches à Port-Vendres, dont le bassin offre une faune d'une richesse remarquable, j'avais trouvé à son entrée, au niveau de la surface de l'eau, des échantillons de *Sympodium coralloïdes*.

Comme j'avais pêché et eu cet Alcyonaire à 30, 40 et le plus souvent à 200 mètres de profondeur, sa présence au niveau de l'eau m'avait naturellement intrigué. Mais, sans l'oublier, j'avais laissé de côté cette observation, lorsque, ayant eu besoin de comparer le *Sympodium* avec un autre Alcyonaire jusqu'ici indéterminé, que je nommerai la *Rolandia*, j'ai très naturellement songé à mon ancienne observation et j'ai cherché de nouveau à avoir des échantillons de l'entrée du port de Port-Vendres ; cette recherche m'a fourni une autre observation non moins intéressante, dont il va être spécialement question dans le présent mémoire.

Il importe d'indiquer d'abord dans quelles conditions biologiques vivent les animaux dont nous allons nous occuper.

L'entrée du port de Port-Vendres était autrefois largement ouverte, dans une grande étendue, du côté de la pleine mer ; aussi la houle, souvent extrêmement forte pendant les mauvais temps, pénétrait-elle dans le port et y produisait-elle un ressac très fâcheux pour les bâtiments au mouillage.

Pour éviter cet inconvénient, les ponts et chaussées jetèrent une digue, formée de blocs cubiques de maçonnerie amoncelés les uns sur les autres dans la partie située au pied du fort du cap Bear. L'entrée fut ainsi rendue moins large et moins accessible à la houle. Alors, à l'abri et en dedans de cette sorte de muraille cyclopéenne, un quai fut construit longeant une partie peu profonde du port où les recherches zoologiques sont faciles et toujours très fructueuses.

La mer continue à battre cette jetée de blocs du côté du large et elle l'aurait détruite quand elle est furieuse, si de temps en temps on ne lui donnait en pâture de nouveaux blocs jetés sur les restes de ceux qui sont en partie usés.

Il résulte de ces amoncellements, constamment entretenus du côté du large, un grand nombre de cavités, sortes de petites grottes formées par les espaces que laissent entre eux les blocs de bétonnage superposés.

L'eau très pure du large remplit et baigne toujours ces cavités et beaucoup d'animaux y trouvent des conditions excellentes pour leur vie et leur développement. Ils y sont, en effet, à l'abri d'une lumière trop vive, trop directe ; on sait que beaucoup d'êtres marins inférieurs aiment à vivre garantis contre les rayons du soleil ou même contre la lumière trop vive du jour.

Dans les anfractuosités de ces blocs, les meilleures conditions se rencontrent, les rayons directs du soleil n'y pénétrant jamais ; par contre, l'eau y est constamment agitée et s'y trouve parfaitement aérée. Lors des grands coups de mer, la lame se brise sur les blocs émergeants, et si les mouvements de l'eau sont alors plus grands, cependant ils n'y sont pas tels, qu'ils puissent enlever les animaux qui s'y sont fixés et y ont acquis droit de domicile.

C'est en me glissant entre ces blocs amoncelés, en râclant leur surface immergée, que j'avais trouvé le *Sympodium* en 1879.

Cet Alcyonaire est un habitant des eaux assez profondes ; à la Calle, les corailleurs m'en ont apporté de magnifiques échantillons, et j'en ai pêché moi-même venant de plus de 200 mètres de profondeur. On

le trouve à peu près constamment dans les zones coralligènes ; cependant il remonte, comme le Corail, plus haut que cela ; nous le pêchons dans le golfe du Lion à moins de 40 et de 50 mètres.

A la Calle, pas plus que sur les roches des environs du laboratoire Arago, je n'ai pas trouvé le *Sympodium* à fleur d'eau.

A la Calle, sous les rochers du port, j'ai cependant rencontré beaucoup d'Alcyons, mais pas de *Sympodium*.

Il est bien évident que, parmi les très nombreuses larves qui sortent des zoanthodèmes du *Sympodium*, lors de la reproduction, quelques-unes ont pu être apportées par les courants et les lames de fond, et qu'arrivées dans les anfractuosités de la jetée de Port-Vendres, elles se sont fixées, y trouvant les conditions favorables qui viennent d'être indiquées.

Même chose a dû arriver pour un autre Coralliaire bien différent, appartenant au groupe des Zoanthaires, qu'à première vue on reconnaît être une Caryophyllie.

Les individus de cette espèce ne sont pas rares ; ainsi, dans une seule séance de grattage au-dessous des blocs, à l'aide d'une petite drague formée d'une poche de filet et armée d'une lame de fer, il m'a été possible de faire recueillir plusieurs centaines de cette Caryophyllie.

Au moment où je m'occupais de cette trouvaille, je fus averti, ayant donné l'ordre de nettoyer les citernes d'alimentation de l'aquarium, que sur leurs parois se trouvaient aussi des Polypiers, quelques-uns de belle taille.

Comment ces Coralliaires étaient-ils arrivés là ? La réponse est la même que celle qu'il y a à faire pour une série d'animaux qui vivent dans les bacs de l'aquarium du laboratoire Arago et qu'on n'y a pas mis. Ils y arrivent à l'état de larves portées par l'eau de la pompe.

Or, ces Polypiers ont trouvé, dans les cavités obscures des citernes, la tranquillité de l'eau et les conditions favorables à leur développement. Nous aurons à les comparer avec ceux de l'entrée du port de Port-Vendres.

Dans nos régions du Roussillon, nous n'avions jusqu'ici trouvé, à la hauteur du niveau supérieur de l'eau, que deux espèces du genre *Balanophyllia : l'Italica* et la *Regia*. L'examen le plus superficiel ne permet en aucune façon de confondre notre Polypier avec les Balanophyllies.

Des eaux profondes, les bateaux chaluteurs faisant la pêche de Poissons rapportent fréquemment la *Caryophyllia clavus*, qui n'est pas rare dans le golfe. Ainsi on en voit souvent dans l'aquarium des centaines bien vivantes. Jusqu'ici, on n'avait pas trouvé cette espèce sur les côtes à de très faibles profondeurs.

On doit comprendre qu'il était utile de rechercher si dans quelques autres points de la côte, non loin du laboratoire, on trouverait la même Caryophyllie qu'à l'entrée de Port-Vendres.

J'ai exploré bien des fois, depuis la fondation du laboratoire Arago, toutes les anfractuosités des roches très scarieuses de l'île Grosse, ses trottoirs, au niveau des plus basses mers, formés par des algues calcaires, je n'ai jamais rencontré que la *Balanophyllia regia* et l'*Italica,* encore fort rarement celle-ci. La grotte peu profonde du Troque, un peu au sud du laboratoire, n'a pas présenté d'individus de Caryophyllies.

En face du laboratoire, au nord-est, sous le village, on voit, au cap Doune, une faille assez profonde dans laquelle l'eau pénètre surtout lors des coups de mer d'est. Il n'y a point de Caryophyllies ; le patron de mes embarcations, habile chercheur, a fini par en découvrir dans une grotte peu profonde, mais où l'eau est dans de bonnes conditions, sous le cap Béar.

Les échantillons de cette dernière localité qui m'ont été procurés par mon patron sont tous d'une taille bien inférieure à ceux pris à l'entrée de Port-Vendres. Ils sont tous simples et ne forment pas de bouquets.

Il ressort de cette observation que les larves apportées par les lames venant des contrées où abondent les adultes, ne se sont fixées que dans les points où elles ont rencontré une tranquillité relative.

Il existe encore deux espèces dans la Méditerranée :

La *Caryophyllia cyathus*, qui, à la Calle, n'est pas rare, et qui est si caractérisée par ses formes et par la rareté dans le golfe du Lion, si même elle y existe, qu'il est peu nécessaire de rechercher si notre espèce de l'entrée du port se rapporte à elle.

La troisième *Caryophyllia*, l'*arcuata*, est relativement rare sur les côtes du Roussillon; elle ne se rencontre pas dans les fonds de 200 mètres ; il faut, pour la trouver, descendre jusqu'aux grandes profondeurs bien au-dessous de 200 mètres, appelées dans le pays *retch* (abîmes), et dont M. Pruvot a si bien établi la situation et la topographie dans ses belles cartes du golfe en fixant aussi la station des *Amphihelia* et *Lophohelia*, sur lesquels on la trouve habituellement.

Par tous ses caractères, il ne me semble pas possible de confondre la *Caryophyllia arcuata* avec celle qui a été trouvée à l'entrée du port et dans la citerne. D'ailleurs, l'abîme se trouve à une telle distance au large, qu'il serait bien difficile d'admettre le transport de ses larves jusqu'à nos côtes roussillonnaises.

Nous arrivons donc par voie d'exclusion à ne pouvoir admettre que des rapports entre les échantillons vivant au niveau supérieur du port et la *Caryophyllia clavus*.

Ici se présente une condition bien différente pour les individus de l'entrée du port et pour ceux dragués au large. Ceux-là sont fixés sur des corps stables, parois des citernes et surfaces des blocs ; ceux-ci sont toujours attachés sur des débris de coquilles essentiellement mobiles.

Je prie le lecteur de se reporter au volume V de la troisième série des Archives, à l'histoire des Coralliaires de la faune du golfe du Lion (*Caryophyllia clavus*, p. 37, et plus loin à la discussion des caractères comparés de la *Caryophyllia Smithii*).

Il y trouvera l'opinion de Duncan discutée et l'espèce de *Caryophyllia* dite *Smithii* conservée.

Il est nécessaire ici de rappeler l'opinion du naturaliste anglais,

puisque toutes les considérations qui vont suivre se rapportent à la critique de cette opinion.

Duncan admet de très nombreuses variétés de la *Caryophyllia clavus* et signale la *C. Smithii* comme l'une d'elles.

Il explique la différence des caractères qu'il ne peut méconnaître entre les deux par la différence des stations. Si la *Caryophyllia clavus* présente cette forme conique, cette base de fixation pointue qui lui a valu son nom spécifique, c'est parce qu'elle est fixée dans la Méditerranée surtout et presque toujours sur des corps mobiles tels que des coquilles, des débris quelconques que les mouvements de la mer déplacent incessamment.

Au contraire, la *Caryophyllia Smithii* se fixe sur des rochers, et de fait à Roscoff, comme sur les côtes anglaises, on ne la trouve qu'aux très grandes marées, suspendue à la face inférieure des blocs de granit s'avançant en saillie libre, au-dessus des fonds vaseux ou sablonneux formant comme des voûtes.

C'est ainsi qu'à Roscoff nous allons la chercher dans cette dépression qu'on nomme le Trou d'argent, qui ne délasse qu'aux grandes marées et qui, en face de la ville, au milieu des cailloux, forment la barrière sud du canal entre l'île de Batz et le continent. A Trécastel de même, aux grandes marées, on la trouve fixée à ces blocs énormes de granit amoncelés sur la côte.

Dans ces conditions, la Caryophyllie fixée sur un Dentale, ou un petit caillou, ne peut, bien évidemment, étendre sa base, tandis que sur le rocher elle a toute facilité pour conserver son *rand-plate*, sur toute la hauteur de sa muraille et l'étaler autour de son pied (voir et comparer la figure des deux espèces, pl. I et pl. III du volume V, 3e série des Archives).

Chose curieuse, jamais les dragues ou les engins des corailleurs que nous employons et traînons aux fonds habités par la *Caryophyllia clavus* n'ont rapporté de parties de rochers sur lesquelles fussent fixés des Polypiers. Il eût été fort intéressant de voir dans une même localité, sur le même fond, les deux espèces considérées

comme variétés pour Duncan, offrir les caractères des individus fixés d'une part sur des corps mobiles, d'autre part sur des corps stables étendus en surface.

La découverte d'une Caryophyllie vivant au niveau supérieur de la mer et fixée sur des corps immobiles à large surface méritait une attention toute particulière, car elle fournissait l'occasion de rechercher et de montrer quelle influence la station et les conditions qui lui sont inhérentes avaient sur les caractères acquis par le Polypier.

Nous avons donc à rechercher quels sont les caractères tirés de l'étendue du pied ou de la base de fixation, pour résumer par un seul mot ce qu'est dans l'exemple *la forme Clavus* ;

Ce que sont la grandeur et la forme du calyce, des cloisons, des palis et de la columelle.

Un caractère qui frappe tout d'abord par l'examen, même superficiel, des échantillons, c'est que les individus sont souvent rapprochés et soudés les uns aux autres de façon à former des bouquets de calyces qu'au premier abord on pourrait croire dus à la blastogenèse ou à la fissiparité. Or le fait du bourgeonnement serait absolument anormal pour une vraie Caryophyllie, type toujours simple.

Étudions successivement la forme et les variétés que présentent toutes les parties d'un polypier de la *Caryophyllia* de Port-Vendres, en établissant la comparaison avec les mêmes parties de la *C. clavus* pêchée au large.

II

DU PIED ET DE LA FORME *CLAVUS*.

C'est un fait facile à constater que le plus grand nombre des individus recueillis présente franchement la forme *clavus ;* c'est-à-dire que le polypier était conique et fixé par le sommet du cône (pl. XV, fig. 1, 2, 3 et 4).

Mais il faut remarquer qu'il est souvent nécessaire pour reconnaître la forme réelle de débarrasser la muraille en la grattant pour

faire disparaître les concrétions de nature diverse qui se sont déposées ou fixées à sa surface.

En discutant la question de la blastogenèse, on verra que, sur les bouquets formés par le rapprochement et la soudure des différents individus qui les forment, on finit par arriver à trouver non seulement le sommet conique de chacun des polypiers, mais encore à fixer la limite de la surface de la muraille sur laquelle la larve peut s'attacher tout comme celle sur laquelle elle ne peut pas se fixer.

Sur plusieurs centaines d'échantillons, je n'en trouve pas plus d'une trentaine dont le pied soit à peu près aussi large (fig. 6 et 8) que le calyce et encore ne sont-ils pas des plus développés ; ils sont ordinairement de faible taille. Nous verrons que, dans ce cas, le pourtour du calyce et la columelle présentent quelques légères modifications de caractère. Les palis eux-mêmes offrent quelques différences.

Ce qui pourrait conduire à l'erreur, si l'on ne faisait qu'une observation rapide et non suivie du grattage des échantillons, c'est que, chose aussi rare qu'inattendue, la *Caryophyllia* de l'entrée du port de Port-Vendres forme très souvent des groupes de trois, quatre, six, dix, quinze individus (pl. XV, fig. 10 et 11), ce qui m'a d'abord fort étonné, car l'un des caractères les plus marqués de ce genre, c'est l'isolement des individus — pour employer l'expression technique — la *simplicité du polypier*.

Souvent sur une même coquille on trouve bien deux ou trois Caryophyllies venant du fond du large, mais toujours isolées.

J'ai cité l'exemple remarquable d'une famille formée d'une trentaine de jeunes *Caryophyllia Smithii* groupées dans l'intérieur d'une coquille de *Cardium* ne se touchant pas.

Ici, probablement, c'est la condition que présentent les mouvements de l'eau, sous ces sortes de grottes, qui doit tenir rapprochées les larves naissant successivement, et l'empilement des unes sur les autres sont les faits qui frappent tout d'abord, comme je le disais plus haut. C'est donc au milieu des groupes qu'il faut rechercher

le sommet conique du calyce, et pour peu qu'on y porte attention, on retrouve bien aisément le *caractère clavus* (pl. id., fig. 1) infiniment plus accusé que sur les Polypiers pêchés au large et fixés sur toute espèce de débris de fonds de mer, coquillages, petits cailloux, épines d'Oursins, etc., etc., et il faut remarquer encore que tous les échantillons des musées ayant servi à l'établissement de l'espèce sont fixés sur des coquilles ou sur leurs débris.

La figure 1 de la planche XV peut donner une idée exacte de la position des sommets des cônes placés dans l'intervalle des différents individus. Pour avoir une préparation semblable à celle que représente cette figure, il faut toujours, après examen d'un petit bouquet, faire sauter comme un éclat l'un des Polypiers et, en dessous de lui, on voit alors les différentes pointes des conules encore fixées sur la muraille des polypiers plus anciens qu'eux.

Cette figure 1 est très instructive et très démonstrative.

III

DE LA FORME DU CALYCE ET DE SA COULEUR.

Dans les échantillons de *Caryophyllia clavus* pêchés à la traîne et fixés sur des corps de faible taille tels que les Dentales, Scalaires, ou autres corps allongés, les piquants d'Oursins, l'ouverture du calyce ou la base du cône est généralement ovale et régulière. La cavité est assez profonde ; toutefois, la columelle et surtout les palis remontent assez haut, et apparaissent très évidents [1].

Ici l'ovale, pris dans son ensemble, est certainement moins allongé. La taille du grand diamètre, opposée à celle du petit, est, dans le cas qui nous occupe, un peu moins différenciée.

Cela se voit surtout bien évidemment sur les échantillons à base élargie, à ce point de vue, légèrement éloignés de la forme *clavus*.

Cependant je dois dire que, dans les plus grands échantillons trouvés

[1] Voir la planche et les figures du mémoire *les Coralliaires du golfe du Lion*, vol. V, pl. I et II.

dans la citerne alimentant l'aquarium, l'ovale est d'une régularité parfaite (pl. XV, fig. 9); il ressemble absolument à celui des échantillons les plus caractérisés des individus pêchés au large, et dont la base, quoique élargie, est loin d'atteindre le plus grand diamètre du calyce.

Mais une cause de déformation se présente, un peu trompeuse, qui pourrait en imposer.

Lorsque les embryons à terme, rejetés par leurs parents, tombent autour de la base du point de fixation de ceux-ci, deviennent adhérents et grandissent, en élevant chacun la base du cône qu'ils représentent, ils finissent par arriver à se toucher. En étudiant la question : y a-t-il blastogenèse et fissiparité ? il sera répondu par des faits certains, incontestables, montrant la cause de l'erreur dans laquelle ont pu tomber quelques naturalistes fort experts, mais n'ayant observé que superficiellement.

Lorsque les bords des deux calyces voisins sont devenus tangents et se compriment par leur *rand-plate*, il s'établit une soudure entre la partie charnue des deux *rand-plates* des individus contigus. Et, dans ce cas, le polypier qui est sécrété au-dessous des parties molles unies participe à la soudure. Bien plus, il se forme comme un fossé au-dessus du point où les parties (fig. 12) molles se sont fusionnées, et, lorsque l'on prépare le polypier en le débarrassant de la matière animale, on a sous les yeux l'apparence très exacte de ces corolles ou péristomes de polypiers qui, ainsi qu'on l'observe dans les actinies ou autres espèces, semblent allongées et pincées vers le milieu de la longueur de leur plus grand diamètre.

Cette cause de déformation est très fréquente, on en rencontre des exemples dans presque tous les bouquets ou groupes un peu nombreux (fig. 11).

La profondeur du calyce est d'autant plus grande que le polypier est plus anciennement développé.

Dans ces conditions, le plus souvent les individus présentent une coloration particulière, brunâtre.

Très fréquemment aussi, dans ces mêmes conditions, la columelle et les palis sont légèrement modifiés; nous allons voir comment.

La couleur des calyces est ainsi différente avec la taille et l'ancienneté.

Elle est en rapport avec la couleur des Polypes.

Cette teinte du Polype est difficile à définir et à comparer avec précision à une autre couleur, d'une manière bien nette ; elle est grisâtre, cendrée, brunâtre, mêlée avec un peu, très peu, de terre de Sienne non brûlée. Le polypier est terne, et par cela même obscur dans son fond. Alors on distingue peu ses éléments profonds. Il faut l'incliner pour bien voir dans la profondeur en y faisant pénétrer la lumière, sans cela on ne reconnaît aucun des détails.

Il faut du reste observer que les Polypes offrent des couleurs analogues à celles des calyces du Polypier. J'ai eu tous ces animaux vivants et bien gonflés, plus ou moins épanouis et étalés, mais suffisamment pour avoir pu contrôler leur ressemblance avec les polypes de la *Caryophyllia clavus* du fond du golfe (fig. 4) [1].

Or, si l'on suit la description de la livrée de ces Polypes, que l'on trouvera dans le volume V de la 3e série des *Archives,* on y verra que des teintes plus ou moins chaudes et vives de brun de Van Dick, de terre de Sienne, se trouvaient représentées par toutes les gammes des tons de ces couleurs sur le péristome des animaux qui ont vécu plusieurs années dans les bacs de l'aquarium du laboratoire Arago. Ici les couleurs se sont trouvées semblables, mais avec une distinction que je n'avais pas observée sur les animaux du golfe. Les échantillons dont les Polypes ont une couleur brune donnent un polypier brunâtre, ceux qui sont incolores ou blancs ont un polypier qui, dépouillé de la matière animale, est d'une blancheur parfaite.

[1] La figure 4 représente un polype gonflé, les tentacules rentrés, on distingue par transparence à l'intérieur le pourtour du calyce et au-dessous l'épaisseur et l'insertion du *rand-plate*.

Il ne peut être question des polypiers à teinte brun-verdâtre qui sont colorés évidemment par une algue parasite.

On sait sans doute que le meilleur moyen de débarrasser les polypiers de la matière animale qui les a produits est de les faire macérer dans une lessive assez forte de potasse caustique. Habituellement une dizaine de pastilles de potasse caustique, dissoutes dans un demi-verre d'eau, détruisent tout le Polype dans moins de douze heures. L'expérience n'a rien d'important quant aux proportions, aussi n'ont-elles pas été calculées et dosées avec une précision extrême ; mais ce qui pourrait en faire craindre les conséquences, ce serait l'altération du tissu calcaire du polypier ; or, je ne l'ai jamais remarquée.

La couleur brune, légèrement brune, n'est pas modifiée par la potasse ; la blancheur des calyces incolores est accentuée par la séparation de toutes les particules organiques.

IV

DE LA COLUMELLE.

(Fig. 9 et 14.)

Cet élément du polypier est très remarquable dans les échantillons du golfe.

Il est constitué par des lamelles étroites contournées en spirale et s'élevant du fond du calyce. Ordinairement les lamelles sont placées en ligne dans le plan du grand diamètre de l'ovale.

La columelle la plus simple, la plus régulière n'est formée que d'une rangée de lamelles, mais sur les plus gros échantillons, on trouve, à droite et à gauche de la rangée centrale, quelques lamelles qui portent, mais irrégulièrement, le nombre des rangées à trois. (Voir les planches de l'espèce, vol. V, 3e série.)

Ce qui est fort évident sur les Caryophyllies bien normales, c'est la torsion et la forme lamellaire des éléments de la columelle, cela se voit dans la Caryophyllie de la citerne (pl. XV, fig. 9).

Il importe d'ajouter que l'on rencontre des échantillons n'offrant

pas la régularité qui se voit dans la figure photographique (pl. II, fig. 1, vol. V, 3e série).

Dans la figure 2, qui est la photographie d'un individu plus développé, l'on voit la columelle avec des éléments moins caractéristiques que dans la figure 1.

Ici surtout, dans les individus de la plus grande taille, au milieu des bouquets ou groupes de calyces, c'est la petitesse des lamelles qui rend obscure leur torsion en spirale et leur nombre qui est plus grand ; aussi trouve-t-on des exemples où la caractéristique de la columelle devrait être : *columelle papillaire* (fig. 14), elle est ovale, et ses éléments sont rapprochés et serrés.

Dans les individus blancs et qui semblent moins anciens, on retrouve les caractères rappelés plus haut, c'est-à-dire la forme lamellaire et la torsion spiralée. Mais jamais je n'ai trouvé dans les Caryophyllies de Port-Vendres les éléments aussi grands et aussi lisibles que dans les échantillons venant du fond du golfe. Toutefois, il ne paraît pas, en y regardant de très près, que cette différence puisse éloigner la Caryophyllie de Port-Vendres de la Caryophyllie du golfe.

On a vu que le calyce de la première paraît plus profond que celui de la seconde; pour juger de la valeur des caractères en plus et moins, il faut avoir des échantillons nombreux sous les yeux; mais on peut, dans tous les cas, admettre que la plus grande profondeur, qu'il est bien difficile de fixer par des mesures et des chiffres, est due à ce que la columelle semble s'élever un peu moins rapidement que la muraille formant les bords du calyce.

C'est donc dans ces calyces blancs, c'est-à-dire dans les moins âgés, qu'il sera mieux de rechercher les caractères non modifiés de la columelle.

Toutes les modifications de forme produisent de nombreuses différences qu'il est sinon impossible du moins très difficile de rendre par le dessin, à moins d'en grandir beaucoup les figures et d'en multiplier le nombre. On n'en peut bien juger qu'en ayant les échantillons sous les yeux.

V

DES PALIS.

On sait combien il est parfois difficile de pouvoir distinguer les éléments columellaires des palis, et combien ceux-ci sont intimement unis à la columelle.

C'est surtout le cas dans le genre *Paracyathus*. On est souvent embarrassé pour distinguer, pour la spécification, les palis de second ordre des premiers éléments columellaires.

Cette question se présente tout naturellement quand il s'agit ici du cas où la columelle semble revêtir le caractère papillaire. Les palis se ressentent du voisinage de la columelle formée d'éléments petits et peu tordus. Il n'est, dans ce cas, pas rare d'être obligé de chercher avec quelques soins les palis, qui semblent plus petits ou du moins peu élevés.

Mais, dans le plus grand nombre des cas et en général, les palis sont bien évidemment lamellaires, toutefois un peu moins larges relativement que sur les échantillons du golfe (par largeur, il faut entendre l'étendue qui existe entre le bord columellaire et le bord thecal) et en même temps, ils semblent plus épais par cela même qu'ils sont moins larges tout en conservant la même épaisseur (fig. 9).

En général, pour faire les descriptions, on recherche et l'on prend avec raison plus volontiers les beaux échantillons, ceux chez lesquels les parties fournissant les caractères sont les plus normalement et particulièrement développées; les cas exceptionnels offrant des conditions opposées sont signalés secondairement, aussi est-on quelquefois fort embarrassé lorsque, ayant ces derniers cas sous les yeux, on lit les descriptions se rapportant aux premiers.

Cette observation s'appliquerait très justement à l'exemple actuel.

Dans un bouquet où l'identité de l'espèce est certaine pour tous

les individus qui le composent, on peut rencontrer des exemples où les *palis semblent ne pas exister;* mais qu'on observe avec la loupe attentivement le pourtour de la columelle et l'on verra les limites s'avancer, en formant angle, vers les cloisons columellaires, ce qui indique que la soudure (qui est du reste normale), entre la base des palis et les parties de la columelle placées en face d'eux, s'est plus développée chez certains individus que chez d'autres.

Dans ce cas, les palis sont masqués, voilés, par leurs soudures et leur peu de développement, mais ils existent quand même quoique peu évidents.

Comme on vient de le voir, il n'y a pas deux espèces dans un groupe, ou bouquet, et cependant il y a de légères différences entre les individus ainsi rapprochés.

Ces différences sont-elles dues au changement des conditions biologiques rencontrées dans la nouvelle station?

Il est bien évident que tous ceux qui attribuent une influence extrême aux conditions dépendant du milieu seront partisans de rapporter à la position des Caryophyllies de Port-Vendres les légères modifications dont il vient d'être question.

Mais s'il est bien vrai que ce soit la position sur un corps immobile, stable qui la cause, on est en droit de se demander comment, dans un même groupe, formé d'une vingtaine d'individus, ayant joui pendant tout leur développement de conditions absolument identiques, comment les uns offrent des caractères que les autres n'ont pas.

Il faut même remarquer que les individus pris dans la grotte du cap Bear semblent fort en retard pour la production des palis.

Cela s'observe aussi pour bon nombre d'individus de l'entrée de Port-Vendres, si bien que, dans des essais de groupement des échantillons, j'avais toute une série avec cette étiquette : *Pas de palis.*

Il y a là des différences qui se trouvent sur des échantillons ayant une même station et qu'on ne peut raisonnablement pas attribuer à l'immobilité de la base de fixation ou à l'action du milieu.

N'y aurait-il pas encore à se demander si, en comparant un très

grand nombre d'échantillons, venus du fond du golfe, on ne rencontrerait pas des différences semblables dues à des modifications passées inaperçues.

Dans tous les cas, si la cause de la variabilité était admise, il resterait à trouver le pourquoi et le comment de l'action qui a produit les modifications.

VI

LA *FISSIPARITÉ* EXISTE-T-ELLE CHEZ LA CARYOPHYLLIE DE PORT-VENDRES?

On sait que Milne Edwards et Jules Haime ont attaché une grande importance au caractère tiré du mode de multiplication des Polypes, qu'ils ont constamment placé en tête des groupes naturels les types qu'on ne rencontre jamais que simples.

Telles sont les *Actinies*, placées au premier rang des Zoanthaires malacodermés;

Les *Caryophyllies* placées en tête des Sclérodermés compactes ;

Les *Balanophyllies*, qui représentent la première division des Sclérodermés poreux.

Je sais très bien aussi que tous les zoologistes n'acceptent pas cette classification, surtout ceux qui, dans la confection de leurs traités, manœuvrent spécialement à l'aide de ciseaux pour les constituer de pièces et de morceaux empruntés aux uns et aux autres, chose forcée, car ils n'ont pas observé par eux-mêmes.

La conséquence de ce mode de classification de Milne Edwards et Jules Haime fait rejeter en même temps que la fissiparité, la blastogenèse chez les Caryophyllies.

Or, quand on prend l'un des bouquets formés par la Caryophyllie de Port-Vendres, la première idée qui se présente à l'esprit c'est qu'il est le résultat d'une active blastogenèse (pl. fig. 10 et 11), tout comme lorsque l'on rencontre un calyce, très oblong, resserré et pincé dans le milieu de sa largeur et présentant comme une fosse,

une dépression faisant communiquer les deux cavités calycinales, on ne peut s'empêcher de croire à une fissiparité qui, par un étranglement au milieu du plus grand axe de l'ovale calycinal, a partagé le Polype en deux êtres distincts (fig. 12).

La solution de ces questions, au point de vue de la systématique, est utile à trouver, car elle intéresse la connaissance des rapports des êtres; ajoutons qu'elle est extrêmement précise et ne peut laisser le moindre doute.

Les préparations sont indispensables, voici les points qu'il faut avant tout reconnaître et préciser.

Prenons d'abord le cas où l'on pourrait admettre la fissiparité quand le calyce, pincé dans son milieu, présente une gouttière faisant communiquer et unissant les deux cavités calycinales (fig. 12).

Il est incontestable qu'à ne voir que l'état des calyces, on est conduit à admettre le partage d'un polypier en deux; mais à quel moment de la vie s'est produit le partage?

Il est bien évident qu'au-dessous des deux calyces et avant que le pincement conduisant à la fissiparité ne fût produit, il ne devait exister qu'un calyce et, par cela même, il ne devait y avoir qu'une seule base d'adhérence, en un mot que la Caryophyllie devait être simple, et cela qu'elle présentât la forme *clavus* ou qu'elle eût une large base d'adhérence.

Or, dans tous les cas offrant l'apparence de la fissiparité en cherchant dans la base du bouquet on *trouve, sans le moindre doute*, deux sommets de cône (pl. XV, fig. 2, 5, 13), preuve évidente de l'existence de deux individus ayant été primitivement simples, et ayant existé séparément avant la production de l'apparence trompeuse du partage en deux.

Cette preuve me semble irréfutable et ne peut laisser aucune place au doute.

Mais, dira-t-on, comment peut être produit cet étranglement?

Pour répondre, il suffit d'avoir eu sous les yeux un grand nombre d'échantillons, ce qui a été le cas.

On trouve tous les passages entre un simple rapprochement du bord du limbe de deux calyces distincts, la soudure de ces bords, l'élévation du pourtour de la muraille dans les points éloignés des parties en contact, sans abaissement au point de contact. Il faut, d'ailleurs, observer les bouquets en plein épanouissement, quand les animaux sont bien vivants.

Les *rand-plates* des deux individus se touchent, se compriment peu à peu à mesure que la croissance augmente ; la pression réciproque conduit à une soudure et dès lors la sécrétion du polypier qui dépend du feuillet interne du *rand-plate* est modifiée. Les parois des deux *rand-plates* en contact sont résorbées et, si l'on a bien présente à la pensée la structure des Polypes, on comprend que, les parois n'existant plus, elles ont fait place à un prolongement de la cavité de chacun des Polypes et que l'absence d'une paroi productrice de la muraille ait pour conséquence la non-production de la partie des deux polypiers qui, dans ce point, sont remplacés par un vide, une dépression, qui ressemble tout à fait à ce que produit la fissiparité.

Ainsi s'explique avec la plus grande facilité et la plus grande précision la fausse apparence d'un calyce se partageant en deux.

Je le répète, on trouve facilement tous les passages et à toutes les tailles de cette soudure des *rand-plates* de deux Polypes voisins et de la fusion des parties molles précédant la sécrétion caractéristique du squelette.

Donc la Caryophyllie de l'entrée du port de Port-Vendres ne se fissipare pas ; elle est simple comme les autres Caryophyllies.

Dans la planche, il a été présenté quelques figures devant servir à expliquer ces soudures pouvant faire croire à la fissiparité ou à la blastogenèse.

Par exemple, la figure 5, qui représente une préparation, montre, à n'en pas douter, dans le bas, les deux têtes primitives des deux individus soudés, dont le calyce, grossi, est vu figure 12.

La figure 2 montre deux Polypiers qui, soudés dans le haut, ont leurs extrémités, ou sommet du cône, éloignées.

Dans le dessin figure 7, l'un des deux, le plus jeune, est collé au plus âgé et plus grand dans toute sa longueur ; mais, après avoir enlevé les produits sous-marins fixés sur eux, on voit bien le point de départ du plus jeune.

Dans le cas de la figure 6, la soudure des tissus mous a été telle, et la production du tissu calcaire si régulière, qu'à ne voir que ce dessin, le polypier du calyce de droite ressemble absolument à un bourgeon. Or, les changements de formes de la partie de droite sont dus exclusivement à la rapidité de la sécrétion du sclérenchyme qui a uni les deux individus, nés distincts et séparés.

VIII

Y A-T-IL BLASTOGENÈSE ?

(Fig. 10 et 11.)

Ici l'apparence est encore plus trompeuse, et l'on ne peut guère invoquer que des faits d'une observation très délicate, remontant à la connaissance de l'évolution et surtout de l'organisation.

On sait ce que les Anglais ont nommé *rand-plate*. Il faut le rappeler sans revenir sur les différentes opinions relatives aux théories de la production, de l'origine du polypier, surtout de la muraille[1].

Il est facile de démontrer que le Polype né de la transformation, de l'embryon vermiforme et fixé par son extrémité aborale, s'étale d'abord en un disque charnu occupé dans son milieu par la cavité agrandie de sa gastrula primitive.

La base du disque, étalée sur le corps solide de support, sécrète, sous forme de granules microscopiques, la lame adhérente du fond du calyce, ce sera cette partie lamellaire qui sera le pied du polypier. Au-dessus de cette lame mince et tout le tour s'élèveront les premiers rudiments de la muraille des septa ou cloisons du polypier, les tubercules qui se transformeront en palis, enfin la columelle apparaîtra au centre.

[1] Voir le mémoire sur *les Coralliaires du golfe du Lion*, année 1897, 3e sér., vol. V, le passage où sont discutées les théories à ce sujet.

A la circonférence, la muraille se bâtira en cercle régulier, produite qu'elle est par la paroi même du polype.

Laissons ici de côté les théories diverses sur la place qu'occupe l'origine de la muraille.

Mais ce Polype s'élève et, entre son pied en bas, ou disque adhérent au corps de soutien, et son péristome en haut, qui s'est garni de tentacules dans son pourtour, une partie forme comme une colonne; c'est le corps proprement dit du Polype.

Que l'on suppose, ce qui est vrai d'ailleurs, la colonne et la muraille s'élevant de plus en plus en s'évasant et l'on arrivera à la forme conique de la *Caryophyllia clavus.*

Alors se pose cette question : la muraille, qui, dès l'origine, était couverte par la paroi du corps du Polype, reste-t-elle toujours entièrement couverte par la colonne ou partie charnue ?

Pour beaucoup de Caryophyllies, à mesure que le calyce élève le limbe de son pourtour, les parties molles abandonnent la partie inférieure voisine du point d'attache, du point fixe, du point d'origine. De telle sorte qu'une *Caryophyllia clavus*, dont le Polype est parfaitement vivant, est remplie dans sa cavité intérieure par les tissus mous, les viscères, tandis qu'à l'extérieur le squelette, ou la muraille, dans plus de sa moitié inférieure, est à nu, et, pour employer une expression vraie qui traduit bien ce qui existe, est *morte* extérieurement. Cette partie inférieure n'est plus soumise à l'action des tissus vivant de l'extérieur — ils l'ont abandonnée — c'est peut-être exagérer un peu que de la dire morte. A l'intérieur, elle est tapissée par les organes mous et vivants; elle renferme les viscères; elle est en rapport avec des tissus vivants.

Nous arrivons facilement après ces explications à la définition du *rand-plate* [1]. C'est la partie de la colonne, de la paroi du corps charnu

[1] Dans la planche, on peut voir sur presque toutes les figures une bande plus claire et plus lisse entourant la première partie du polypier, immédiatement au-dessous du bord libre du calyce, c'est la partie que recouvrait le *rand-plate* quand le polype était vivant.

du Polype qui, remontée dans le haut du polypier, le recouvre comme d'une bande circulaire. Cette bande commence immédiatement au-dessous du péristome dont elle n'est séparée que par les cercles que forment les bases des tentacules.

Son étendue est éminemment variable chez les différents individus. Le plus souvent elle s'arrête au niveau supérieur de la moitié de la hauteur de la muraille.

Fréquemment elle n'a guère qu'un ou deux millimètres de hauteur ; mais aussi elle peut descendre jusque sur la base adhérente du polypier et dans ce cas, sur lequel j'ai insisté dans l'histoire de la *Caryophyllia Smithii*, c'est à cette étendue qu'est due la large soudure du sommet du cône avec le corps de soutien.

Les cavités périœsophagiennes de l'intérieur du corps, comme je l'ai démontré, communiquent avec les espaces laissés libres entre les deux lames du rand-plate ; aussi cette partie extérieure du corps se tuméfie-t-elle quand les animaux vivants se gonflent. On le comprend quand on connaît quelles communications existent et qui viennent d'être rappelées.

Sur l'animal vivant, il est toujours possible et même facile de reconnaître le rand-plate (fig. 4) ; le tissu mou, blanc ou incolore, ou brunâtre, contractile sous les excitations, aide bien à sa reconnaissance. Mais sur le polypier, dépouillé de toute matière animale, est-il aussi facile de reconnaître l'espace qu'avait occupé le rand-plate la vie durant? Cette distinction, absolument indispensable pour résoudre la question qui nous occupe, ne peut jamais être embarrassante. C'est là un fait heureux.

Plus bas que le rand-plate, le polypier, c'est-à-dire la matière calcaire dépouillée des tissus vivants, est facile à reconnaître parce que les innombrables corps vivants qui grouillent dans la mer viennent se fixer sur elle et y laissent le plus souvent les traces de leur passage. Tels sont, pour ne citer que les plus caractérisés : les Spirrobes, les Serpules, les Tubulaires, les Diatomés, les jeunes Balanes, etc., etc.

Au contraire, sous le rand-plate et à l'abri qu'il lui offre tout en la produisant, la muraille reste lisse ou présente ces fines, très fines granulations si caractéristiques des tissus du polypier restés intacts sous la protection des tissus vivants. A l'aide de la loupe, on ne peut manquer de reconnaître la ligne, toujours très nette, qui sépare les deux parties qu'on distinguera en recherchant les caractères qui viennent d'être indiqués.

Voici pourquoi il importe d'établir cette distinction :

Les embryons des Caryophyllies se fixent sur n'importe quel corps solide, inerte, qui se trouve sur leur passage quand, pour eux, va finir la période d'activité.

Sur un nombre considérable de polypiers que m'a fourni le raclage du dessous des blocs de l'entrée du port de Port-Vendres, j'ai, dans le mois de juin 1899, trouvé de très nombreux jeunes polypiers, fort petits, n'ayant que six ou douze cloisons naissantes, toujours, sans une seule exception, je les ai vus fixés au-dessous de la limite inférieure de l'espace qu'avait recouvert le rand-plate (fig. 3, il existe quatre jeunes polypiers ; fig. 4, il en existe deux. Voir aussi dans les bouquets).

Il est impossible que les larves se fixent sur les tissus mous et mobiles du rand-plate, tandis qu'elles trouvent une base résistante et bien appropriée dans la partie dénudée et inférieure de la muraille.

Or, on vient de le voir, dans cette partie inférieure de la muraille, le mouvement vital est tout intérieur. La blastogenèse ne se produit dans les Polypes qu'aux dépens des tissus mous, et ce sont ces tissus qui, sécrétant le polypier ou ses premières ébauches, nous font connaître par leurs produits le point où avait eu lieu le bourgeonnement.

On n'a donc, si l'on s'en rapporte à ces considérations, qu'à constater en quel point de la surface de la muraille se trouvent fixés les différents polypiers formant les bouquets : c'est toujours au-dessous de la ligne très nette qui sépare la surface nue de la muraille de la surface recouverte par le rand-plate.

En résumé, les embryons se fixent et peuvent se fixer au-dessous du rand-plate, et ne se fixent jamais, parce qu'ils ne le peuvent, dans la zone couverte par cette lamelle vivante, molle et très mobile en raison de sa contractilité.

Rien ne ressemble à un bourgeon comme une jeune Caryophyllie fixée sur le côté d'un individu plus âgé, et, comme quelquefois le rand-plate s'est retiré très haut, tout près du bord du limbe du calyce, à première vue, on pourrait croire, quand on n'a sous les yeux qu'un individu, que la blastogenèse existe et a produit le jeune polypier.

Il est des formes où la structure des polypiers permet de retrouver les communications entre le bourgeon et le Polype producteur; mais il en est d'autres où toute communication est interceptée. Pour ne citer que deux exemples dont les lecteurs des *Archives* peuvent prendre connaissance dans le travail sur les Coralliaires du golfe du Lion (vol. V), le premier cas est présenté par le *Lophohœlia prolifera ;* le second, par l'*Amphœlia oculata.*

S'il y avait blastogenèse on ne pourrait manquer, sur les très jeunes individus, de trouver la première ébauche du calyce blastogénétique. Or on ne trouve rien de semblable et, quand le polypier a acquis la forme *clavus* bien caractérisée, il est facile de le décoller de son support et alors on peut constater que la surface dans le point d'attache du porteur et du porté est lisse, qu'il n'y a jamais eu de trace de bourgeonnement, que deux polypiers étaient simplement adhérents l'un à l'autre par la simple superposition, surface contre surface.

Mais à quoi est dû ce groupement formant des bouquets dont le nombre des calyces peut s'élever à une trentaine, et dont la vue rappelle tout d'abord un polypier composé?

L'explication semble facile : On sait que les larves des Caryophyllies, comme celles des autres Coralliaires, sortent par la bouche de leurs parents et se meuvent plus ou moins longtemps en tourbillonnant à l'aide de leurs cils vibratiles.

J'ai pu observer que les embryons de la *Caryophyllia Smithii* n'ont pas une vie vagabonde de très longue durée; qu'ils tourbillonnaient un certain temps autour de leurs parents, et surtout que la durée du temps de la période entre leur naissance et leur fixation était fort variable, ce qui tenait — comment s'exprimer? — à ce que la naissance se passait quelquefois avant que l'embryon fût à terme. Dans ce cas, la durée de la période active était beaucoup plus longue.

Il paraît donc raisonnable d'admettre que les embryons nés très avancés dans leur développement et n'ayant que peu de temps à passer en liberté se fixent dès qu'ils rencontrent la muraille dénudée, avant même d'arriver à la surface des blocs de bétonnage. Cette fixation des larves sorties des vieux parents et tombées dans les anfractuosités qu'ils laissent entre eux doit se passer pendant les beaux jours, pendant les périodes de calme.

Si des embryons sortent pendant des périodes de forte mer, ils doivent être entraînés au loin, et probablement se perdre. On ne peut se refuser à admettre que les conditions du mouvement de l'eau sont pour beaucoup dans la dissémination des larves ou dans leur fixation dans le voisinage des parents, ce qui explique la formation de ces bouquets de Caryophyllies.

Remarquons que si ce mode de groupements des Caryophyllies est exceptionnel et tient certainement aux conditions du milieu, il ne paraît nullement caractéristique de l'espèce.

En résumé, ni la fissiparité, ni la blastogenèse n'existent chez la Caryophyllie de Port-Vendres. Il n'est pas un cas où, grattant, préparant, dénudant les échantillons dont on veut reconnaître la nature, on n'arrive à reconnaître toujours les dispositions caractéristiques ne laissant place à aucun doute sur la simplicité des individus.

Mais il est un fait sur lequel il faut revenir, il éclaire la question. Lorsque deux Polypes voisins se développent en s'inclinant l'un vers l'autre, ils se rencontrent et leurs rand-plates arrivant au contact se soudent. Comme ce sont les tissus mous qui sécrètent les granules calcaires, formateurs du polypier, il en résulte que les deux char-

pentes solides, produites par des parties unies, se soudent également, ce qui fait que les bases des cônes arrivées au contact paraissent soudées, alors que leurs sommets sont éloignés. C'est dans ce cas que se produit l'apparence de la fissiparité et si l'on ne prépare les pointes, si on ne les dégage pas, on peut être induit en erreur.

Lorsque la base de fixation ou mieux le point d'attache du sommet qui ordinairement produit la pointe, caractérisant la *forme clavus*, s'élargit beaucoup, le corps du polypier ou sa muraille prend des contours rappelant un cylindre, et comme aussi, dans ce cas, la colonne molle du Polype a généralement une tendance à rester étalée très bas, souvent à la surface du corps solide servant de base, alors, si deux Polypes rapprochés viennent en contact, on voit les deux colonnes soudées et paraissant n'en former qu'une.

Les variétés de ces soudures sont sans nombre.

J'en trouve une qui ne fait que commencer. Les péristomes de deux Polypes sont à des hauteurs différentes, celui qui est placé le plus bas appuie sa circonférence de cylindre contre la colonne du plus élevé, et dans ce point, alors que les deux parties adhérentes sont écartées (fig. 2), une lame calcaire se trouve unissant le bord du péristome à la surface de la colonne.

Souvent on trouve deux colonnes couvertes d'une couche de tissu calcaire ininterrompu, alors on peut penser qu'il y a eu blastogenèse (fig. 6) ; la fusion des deux colonnes semble absolue. Cela tient à ce que les parties molles s'étaient intimement soudées dans les parties venues au contact. La sécrétion du calcaire ou squelette a été uniforme et n'a pas été interrompue, la ligne de soudure a disparu sous la régularité de la sécrétion.

Cette particularité se rencontre surtout dans le cas où le rand-plate descend jusqu'au corps de soutien et où la forme *clavus* disparaît par l'accroissement considérable du pourtour du polypier dans sa base adhérente.

Dans la planche qui accompagne ce mémoire, on peut voir plusieurs exemples de soudures et de pseudo-fissiparité.

Deux Polypes, éloignés à leur origine, se sont inclinés l'un vers l'autre en grandissant et arrivant au contact se sont soudés.

Dans la figure 5, on peut constater l'indépendance des deux sommets du cône formant le calyce unique dont la figure grossie 6 fois a été dessinée d'après une photographie.

Dans les bouquets de polypiers, on trouve rarement des individus complètement libres; le plus souvent, la colonne qui est arrivée au contact d'un polypier voisin lui est soudée.

Quant à la blastogenèse, il suffit de trouver et d'observer avec soin de très jeunes calyces sécrétés par des larves fixées depuis peu pour reconnaître qu'ils ne sont pas dus au bourgeonnement (fig. 3 et 4).

Lorsque la blastogenèse se produit soit à la base, soit sur le milieu de la hauteur, soit sur le pourtour du péristome, le travail producteur d'un nouveau Polype s'accompagne d'une déformation locale dans le point où se forme ce bourgeon, et ce n'est pas seulement dans la partie charnue, mais aussi dans le dépôt des particules calcaires.

Or, quand on prépare un bouquet de Caryophyllies, soit à l'aide de la potasse, soit par l'action de la putréfaction, on dénude, sans les altérer aucunement, tous les polypiers quelle qu'en soit la taille, et il est facile d'observer que les plus jeunes parmi ces nombreux individus sont absolument identiques à ceux que l'on obtient directement par l'élevage des embryons.

La muraille de ce très jeune calyce est extrêmement mince ; les cloisons, au nombre de six, sont très délicates; la couche de granule déposée sous le pied ou base adhérente de la larve vermiforme qui s'est fixée est d'une transparence telle, qu'on peut, sous la loupe, reconnaître le caractère de la surface du soutien.

Il n'est pas possible de ne pas reconnaître dans les nombreux échantillons que l'on trouve fixés tous les caractères des embryons des polypiers nés des larves vagabondes, puis fixées par leur pôle aboral.

Entre un bourgeon destiné à devenir un Polype et un embryon, ayant la même destinée mais une évolution très différente, la différence est telle, que toute méprise est impossible.

C'est au mois de mai de l'année 1899 que la récolte des nombreux polypiers qui m'ont servi à faire les présentes observations a été faite; à ce moment, les naissances des jeunes devaient être fréquentes; aussi il n'est pas de bouquets de polypiers sur lesquels on ne rencontre, avec une loupe, de nombreuses cupules, depuis les plus jeunes jusqu'à celles qui permettent de voir déjà les caractères génériques et spécifiques de la *Caryophyllia clavus.*

Or, pour quiconque a vu un bourgeon d'une espèce à croissance blastogénétique et suivi l'évolution d'une larve de Caryophyllie, l'observation ne peut laisser le moindre doute sur la différence.

Pour toutes ces raisons, je rejette absolument la fissiparité et la blastogenèse de la Caryophyllie de l'entrée du port de Port-Vendres. Malgré les cas où l'apparence est trompeuse, dans la règle générale, il faut établir que ce groupe est à son origine, et reste pendant toute sa vie formé de Polypes secrétant un polypier simple.

VIII

DU POLYPE.

(Fig. 4.)

Il y a peu de chose à dire de l'animal.

Nous avons déjà parlé du rand-plate. Le péristome offre des modes de coloration très variés : les reflets d'un vert métallique se présentent chez quelques individus; la teinte bistre est, on l'a vu assez fréquente, et correspond le plus souvent avec la même teinte des Polypiers avec la taille plus développée de l'individu.

On a vu que le calyce paraissait profond et que son comblement par des dépôts calcaires ne semble pas être aussi marqué que dans la *Caryophyllia clavus* du large. La muraille est mince et

transparente très bas, et les viscères, de teinte légèrement orangée, descendent également dans le fond entre les palis, les bases des cloisons et la columelle.

Les Polypes du port de Port-Vendres m'ont paru moins prompts à s'épanouir que ceux du large.

IX

CONCLUSIONS.

Il importe de répondre aux questions suivantes en terminant cette histoire.

1° Les Caryophyllies de Port-Vendres sont-elles dans une station naturelle ?

2° Diffèrent-elles de la *Caryophyllia clavus* rapportée par les dragages ?

3° La fixation sur des corps immobiles et offrant de larges surfaces les a-t-elle fait ressembler en tous points aux *Caryophyllia Smithii ?*

4° Faut-il en faire une simple variété de la *Caryophyllia clavus*, ou bien faut-il les rapprocher de la *C. Smithii* et trouver dans leur étude un argument en faveur de l'opinion de Duncan ?

1° L'entrée du port de Port-Vendres est-elle la station naturelle des Caryophyllies qui viennent d'être étudiées ?

La *Caryophyllia Smithii* peut vivre profondément ; mais, sûrement, je l'ai pêchée à Roscoff, au Trou-d'Argent, à l'époque des grandes marées d'équinoxes, ainsi qu'au milieu des gros blocs granitiques empilés d'une façon si pittoresque sur les rivages du canal qui sépare Trécastel des Sept-Iles.

Lors d'une excursion, les individus recueillis, à marée basse, avaient rejeté leurs embryons dans la nuit qui suivit leurs recherches ; le lendemain, les larves étaient fixées.

Bien que les Caryophyllies habitent le plus souvent de grands

fonds, on trouve ici un exemple que cette espèce aussi habite les couches supérieures de la mer.

Mais jusqu'ici, je n'en ai pas de preuves contraires, la *Caryophyllia clavus* n'était obtenue que par des dragages ordinairement à plus de 100 mètres.

Nous verrons que la *Caryophyllia* de Port-Vendres paraît être la *C. clavus*, dépaysée et un peu modifiée par le changement de station. Si l'on admet cette opinion, sur laquelle nous allons revenir ; si, de plus, on reconnaît, ce qui paraît certain, que la station normale de la *Caryophyllia clavus* est le fond du large, on ne peut s'expliquer la présence de cette espèce sous les blocs de Port-Vendres que par le transport de quelques-unes de ses larves enlevées des grands fonds par la houle ; et rejetées entre les blocs, où elles se fixent et se multiplient d'autant plus aisément, que leur acclimatation est très facile. Dans les bacs de l'aquarium Arago, il y a de très nombreux individus qui y vivent depuis bientôt deux ans [1].

On est bien obligé d'admettre un transport par la lame de l'espèce commune dans la Méditerranée pour expliquer la présence de polypiers très bien conformés dans la citerne qui alimente l'aquarium.

Ces transports sont journaliers à la station maritime de Banyuls. L'un des bacs renferma une soixantaine de Bonellies, et cependant on n'y en a mis aucune. Il en est de même pour des Actinies et des Ascidies, pour des Loxosomes et une foule d'autres Invertébrés.

2° Les Caryophyllies de Port-Vendres font-elles partie de l'espèce *clavus* ?

On a vu quelles légères différences elles présentent avec l'espèce des grands fonds.

[1] Au commencement de septembre, j'ai dû aller à Banyuls pour recevoir au laboratoire l'excursion *Nature*, et j'ai retrouvé bon nombre des Caryophyllies de Port-Vendres que j'avais laissées dans des bacs de travail, parfaitement vivantes ; de plus, à côté de quelques-unes d'entre elles, on voyait fixées des jeunes dont le polypier n'avait que six cloisons.

La muraille est mince et transparente dans les deux ; la forme *clavus* est infiniment plus fréquente que la forme à base large, et celle-ci n'a jamais un diamètre aussi grand que le petit diamètre de son ovale. Si l'on recherche la vraie forme en énucléant les pieds des individus groupés en bouquet, on trouve souvent la forme *clavus* bien plus accentuée que chez les individus venant des grands fonds (ex. : pl. XV, fig. 3 et 4).

Les calyces circulaires et non ovales sont plutôt exceptionnels et ne se voient que chez les jeunes.

Où quelques différences se font remarquer, c'est dans la profondeur du calyce ; l'étendue des palis et l'aspect de la columelle, dans quelques individus, ne sont pas aussi généralement réguliers que chez les individus venant du golfe.

Dans la *Caryophyllia Smithii*, le calyce est moins profond que dans la *C. clavus*, ce qui éloigne les deux types, et souvent, dans la *C. Smithii*, lorsque le calyce est circulaire, et non ovale, ce qui m'a paru être le cas le plus fréquent, il est irrégulier. Ici, les calyces sont régulièrement ovales, et les palis sont plus petits que dans les deux espèces avec qui il est fait comparaison.

La columelle paraît papilleuse, surtout dans les exemples dont la taille et la couleur brunâtre indiquent un âge plus avancé. Mais dans l'espèce *clavus*, sur les individus très gros et âgés, la Columelle ne présente pas toujours les lamelles tordues en spirales qui la composent ; elles sont, toutes proportions gardées, moins larges que dans les jeunes individus normalement développés.

On a vu que les palis semblent quelquefois faire défaut ; quand on y regarde de près, c'est leur soudure avec la columelle qui les fait disparaître, leur taille étant plus réduite.

Ces caractères sont, sans aucun doute, ceux qui sont les plus différenciés. A quelle cause faut-il les rapporter ? Il est certain qu'une columelle à apparence papilleuse opposée à l'une de ces columelles décrites et photographiées, lamellaire et spirale, offrent une différence notable. Mais il faut remarquer aussi qu'à côté de ces cas peu

nombreux on retrouve la columelle lamellaire quand elle est prise dans son ensemble.

Quand on oppose à la fois la *Caryophyllia* de Port-Vendres aux *C. clavus* et *C. Smithii*, c'est auprès de la *clavus* qu'on est conduit à la ranger, car la somme des caractères semblables est en faveur de ce rapprochement.

Il serait bien difficile, je crois, d'en faire une espèce ; tout au plus faut-il la regarder comme étant une variété causée par l'influence d'une station certainement fort différente de celle qu'occupe habituellement l'espèce, dans les fonds de 200 mètres.

3° La fixation sur un corps immobile et une surface plane n'a évidemment pas l'action que lui attribue Duncan, puisque la forme *clavus* est la plus fréquente, et que même elle paraît, sur certains sujets, comme exagérée. D'ailleurs, l'un des échantillons trouvés dans la cuve du laboratoire (pl. XV, fig. 9) offre un ovale parfait, une taille égale à celle des *clavus* de moyenne grandeur, une columelle lamellaire, spirale, des palis peut-être un peu moins grands que dans les beaux échantillons de *clavus*, mais d'une grande régularité, et la base n'est pas celle d'une *clavus ;* toutefois, elle est moins large que le petit diamètre, il ne nous paraît pas plus, dans le cas actuel qu'après la comparaison des *Caryophyllia Smithii* et *C. clavus* (voir vol. V des *Archives*, 3e série), qu'il faille rapporter à la surface d'appui la cause de la transformation de l'espèce.

Il ne nous reste plus qu'à conclure que la *Caryophyllia* de Port-Vendres est une *C. clavus* dépaysée, dont les embryons ont été apportés par les courants ou les mouvements de la lame et qui, placée dans une station spéciale, s'y est multipliée en formant des bouquets par la superposition et la fixation des individus, qui ne présente ni fissiparité ni blastogenèse.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XV.

Observation générale. — Dans les figures des calyces des polypiers, tous les détails du nombre, de la grandeur, des rapports du septa n'ont pas été rigoureusement représentés pour éviter la confusion qui se présente facilement sous le crayon quand les figures ne sont pas très grossies.

Mais il n'y a qu'à se reporter à deux ou trois figures pour compléter les autres. — L'origine des septa et leur multiplication suivent les mêmes règles que celles qui ont été longuement développées dans le mémoire sur les polypiers du golfe du Lion (vol. V, 3e série).

Ce qui a été recherché ici, c'est l'indication générale de la physionomie du polypier; aussi le lecteur, après cet avertissement, pourra, en revenant à l'histoire détaillée de la *Caryophyllia clavus*, compléter les détails qui manquent et qui, volontairement, ont été omis.

Pour ne citer qu'un fait, la multiplication des septa se fait surtout à l'extrémité du grand axe de l'ovale et le passage d'une cloison paliale premier ordre, se produit exactement ici comme il a été indiqué dans le mémoire rappelé.

On en trouvera la preuve dans la figure 9, à gauche de la planche, le calyce de cette Caryophyllie, trouvée dans la citerne qui alimente l'aquarium, est d'une régularité parfaite et rappelle l'une des *Caryophyllia clavus* des mieux constituées du fond du golfe.

Fig. 1. Un groupe de six polypiers, grandeur naturelle, vu de profil pour montrer l'indépendance des individus composant le groupe.

2. Deux *Caryophyllia* offrant le caractère *clavus* de la façon la plus nette; les deux calyces ont été d'abord libres et éloignés, puis se sont rencontrés et sont devenus adhérents. Peut-être, s'ils eussent vécu plus longtemps, les deux cavités contiguës se seraient-elles unies comme dans la figure 12.

3. Un calyce offrant le caractère *clavus* très prononcé et portant au-dessous de l'insertion du rand-plate des embryons fixés et ayant déjà sécrété un jeune polypier.

4. Une Caryophyllie avec son Polype contracté vers son péristome, mais gonflée dans une partie de la colonne. Au travers des parois transversales on aperçoit le calyce du polypier et la ligne qui limite le rand-plate.

A droite, juste au-dessous du Polype, et par conséquent sur la partie extérieure du polypier non revêtue par les tissus mous, un très jeune polypier s'est fixé sur la ligne la plus supérieure de la surface non couverte de tissus mous.

5. Profil des deux corps du polypier, vus, fig. 12, normalement par la partie supérieure des calyces.

On voit sur cet exemple que les sommets (s,s') des deux polypiers sont absolument distincts. Ils ne sont soudés que vers le péristome.

Fig. 6. Deux polypiers, dont la forme n'est pas strictement *clavus*. Cet exemple montre le polypier greffé à droite de la figure si intimement uni au plus grand des deux que l'on serait porté à croire qu'il y a eu blastogenèse, et que la Caryophyllie n'est pas simple.

L'empâtement est dû à une active sécrétion de la couche calcaire qui a fait disparaître en les égalisant le support et le sommet conique du plus petit des polypiers.

7. Un exemple avec large base de fixation. Un jeune polypier fixé à droite est resté conique. Que l'on suppose sous sa partie inférieure adhérente un dépôt très épais d'une couche de calcaire et l'on aura l'exemple que donne la figure 6.

8. Un polypier trouvé dans la cuve d'alimentation de l'aquarium. Grossi un peu plus de deux fois, la base du point d'attache non seulement n'a pas la forme *clavus*, mais elle s'étale en lamelles sur le revêtement en ciment du réservoir.

Vu ainsi de profil on dirait une *Caryophyllia Smithii*, mais dans l'intérieur du calyce comme dans la figure suivante, on retrouve la régularité des *clavus* du fond du golfe.

9. Le calyce, vu normalement, du plus grand des échantillons trouvés dans la cuve. Le dessin a été calqué surune p hotographie quatre fois grossie.

D'abord une première observation sur ce dessin : les ombres n'ont pas été indiquées, les sommets des septa, des palis, des éléments de la columelle ont été dessinés comme s'ils étaient tous dans le même plan, ce qui n'est pas exact. Il y a ici comme un schéma relativement à la grandeur et à la situation des parties.

La columelle est formée d'une seule série de rubans tordus ; elle est aussi régulière que chez un exemple du golfe (à comparer avec la columelle figurée vol. V, pl. II, fig. 1).

Les palis sont plus courts et un peu plus épais.

Les cloisons primaires alternent régulièrement avec des groupes de trois cloisons, la cloison paliale occupe le centre du groupe.

A gauche, en A, l'on voit le passage d'une cloison paliale à l'état de cloison primaire ; un nouveau groupe de trois septa s'est formé et le septa médian contracte des rapports avec le palis qui s'accroît.

Cet exemple présente un ovale absolument régulier et les éléments occupent des positions normales.

10. Un bouquet de vingt polypiers vu normalement.

Ici encore, bien que le dessin soit calqué sur une photographie (grossissement deux fois et demi), tous les calyces ne sont pas dans un même plan.

Dans un bouquet semblable, quelques-uns des polypiers les plus gros présentent la teinte grise, et alors, presque toujours, leur columelle paraît papilleuse. Les rubans qui la forment sont petits et nombreux.

11. Encore un bouquet, photographié au même grossissement.

Les trois calyces les plus grands du milieu sont gris et le plus central comprimé sur ce côté.

Dans ces groupes, qu'on pourrait ramener à leur taille réelle en les comparant au groupe ou bouquet fig. 1, ce qu'il faut remarquer, c'est qu'ils sont semés de très jeunes polypiers qui auraient augmenté l'étendue et déterminé des compressions.

FIG. 12. Deux calyces communiquant ensemble par un canal, dans le fond duquel on voit, imitant une columelle, les deux cloisons primaires soudées des deux polypes primitifs.

Les palis en sont petits, les cloisons paliales et primaires moins régulièrement disposées que dans la figure 9.

Les deux columelles sont moins régulières que dans le polypier de la figure 9.

13. Quatre calyces qui se sont soudés et entre lesquels se sont creusés des sillons établissant la communication entre eux comme dans le cas de la figure 12.

Comment expliquerait-on ici la fissiparité ?

La préparation a montré au-dessous des calyces les quatre sommets des quatre polypiers primitivement distincts.

14. Un calyce de l'un des groupes ou bouquets destiné à montrer la surface supérieure de la columelle et offrant la forme papillaire.

LA MUE ET L'ENKYSTEMENT

CHEZ LES NÉMATODES

PAR

E. MAUPAS

Conservateur de la Bibliothèque nationale d'Alger.

La *mue d'évolution* ou changement de peau, que nous nous proposons d'étudier ici, est un phénomène biologique propre et spécial aux Arthropodes et aux Nématodes (Chitinophores de M. Perrier). Son caractère particulier et distinctif réside avant tout dans le fait qu'elle appartient à la période évolutive de ces êtres et qu'elle constitue un de leurs procédés d'accroissement.

Elle se produit toujours à des stades de développement précis et bien définis. Elle peut servir à délimiter et, si l'on veut, à numéroter les étapes successives que les Arthropodes et les Nématodes traversent dans leur évolution larvaire. Chez tous les individus, chacune de ces étapes se répète constamment avec le même degré de développement et se termine toujours par une exuviation. Celle-ci est donc la terminaison fatale et nécessaire de chaque période d'accroissement, et l'être ne peut entrer dans un nouveau stade de développement qu'après s'être dépouillé du tégument à l'abri duquel il avait parcouru le stade antérieur. Ainsi comprise, je le répète, la mue d'évolution appartient exclusivement aux processus évolutifs des Chitinophores.

On peut et l'on doit la distinguer des *mues et desquamations saisonnières*, qui président au renouvellement périodique des poils, des plumes et du revêtement épidermique chez les Mammifères, les

Oiseaux et les Reptiles. Cette seconde catégorie de mues se produit sous l'influence des agents extérieurs et plus particulièrement de la marche des saisons et des changements de température ; l'usure par frottements et la dessiccation y interviennent également. Les appendices et les couches superficielles de l'épiderme, usés et détériorés par leur contact et leurs relations avec le monde extérieur, se détachent et tombent. Ces mues sont donc de véritables dégénérescences, déterminées par des causes externes.

La mue d'évolution, au contraire, partie nécessaire des processus de développement et d'accroissement de l'individu, est sous la dépendance de causes internes. C'est en cela surtout que son caractère biologique propre se précise nettement.

Mais il nous faut ajouter que, si la mue d'évolution et les mues saisonnières se distinguent aisément les unes des autres au point de vue biologique, il n'en est plus de même quand on les envisage au point de vue histologique. Ici elles se confondent en un phénomène identique. Les unes et les autres sont la résultante de la propriété générale, propre aux tissus épithéliaux, de s'exfolier indéfiniment par leur couche superficielle, en se renouvelant par leurs couches profondes. Chez les unes comme chez les autres, les procédés en action et les éléments en jeu sont identiques. Les deux sortes de mues représentent donc deux adaptations biologiques distinctes d'une propriété et d'un élément histologique uniques ; adaptations ayant pour but, l'une de concourir à l'accroissement de l'individu, l'autre de rajeunir et de renouveler l'épiderme et ses dépendances.

Notre but, ici, n'étant pas d'étudier les processus histologiques de la mue d'évolution, nous n'insisterons pas plus longuement sur ce côté du problème. Nous nous proposons seulement de la faire connaître dans le nombre et la succession de ses manifestations, ainsi que dans ses rapports avec les stades d'accroissement des individus. Nous sommes arrivé à la conviction que ce nombre et cette succession, au moins chez les Nématodes, obéissent à des lois fixes et invariables. La recherche et la connaissance exacte de ces lois nous a

paru mériter notre attention. Nous croyons que, bien connues, elles jetteront quelques lumières sur les affinités et la parenté des Chitinophores.

Envisagée ainsi, la mue d'évolution a été fort négligée jusqu'ici. Déjà, en 1841, I. Geoffroy Saint-Hilaire[1] se plaignait que les observateurs eussent dédaigné l'étude attentive et approfondie de la mue en général. Cette remarque est encore juste aujourd'hui. Les observations exactes et complètes de mues sont peu nombreuses. Non pas que leur étude présente des difficultés bien grandes. Elle exige seulement quelques qualités de patience et une attention soutenue. Ce n'est, en effet, que par la méthode des cultures et des élevages méthodiques, poursuivis pendant la durée entière de l'existence individuelle, qu'on peut espérer y réussir. En outre, ces élevages demandent une surveillance continue. Car, chez beaucoup d'espèces, les dépouilles exuviales très délicates disparaissent aisément. Chez d'autres espèces, elles sont dévorées par les animaux eux-mêmes, immédiatement après s'en être débarrassés.

Actuellement, c'est dans le groupe des Lépidoptères que nous sommes le mieux renseignés sur les mues évolutives. L'élevage pratique des vers à soie et des chenilles, par les collectionneurs de papillons, a donné lieu à des observations exactes et complètes. Chez les Crustacés également, nous possédons quelques données qui paraissent dignes de confiance.

Mais lorsqu'on passe en revue les traités généraux et les mémoires particuliers, on est surpris des profondes discordances qui existent entre les auteurs sur le nombre et la succession des mues. Chez les Crustacés, par exemple, où elles sont en général assez nombreuses, nous trouvons les chiffres les plus divers. Les auteurs, le plus souvent, parlent de plusieurs ou de nombreuses mues, sans nous en faire connaître le chiffre exact. Quand ils donnent ces chiffres, alors on voit apparaître la plus grande diversité, même à propos d'espèces

[1] *Essais de zoologie générale*, Paris, 1841, p. 484.

appartenant à des genres peu éloignés dans les classifications. C'est ainsi que, parmi les Décapodes, on signale neuf mues chez les *Lucifer*, huit chez les *Penæus*, quatorze à quinze chez l'Ecrevisse. L'*Euphausia*, chez les Schizopodes, a onze mues, tandis que la *Mysis* ne mue que trois à quatre fois. Les Ostracodes d'eau douce auraient huit mues, la Sacculine sept, et Jurine a enregistré onze mues chez les Daphnies. Nous-même nous avons constaté, avec une rigueur absolue, onze mues chez les Copépodes libres (*Canthocamptus* et *Viguierella*)[1], chiffre auquel l'avenir donnera peut-être une certaine généralité.

Ces discordances, attribuables dans quelques cas à l'insuffisance des observations, proviennent encore bien plus du manque presque absolu de concordance dans les stades de la période larvaire. L'éclosion des jeunes Crustacés peut se produire à des périodes très diverses du développement du corps. Entre cette éclosion et l'âge adulte, le nombre des stades larvaires, et par conséquent des mues, varie donc considérablement. En outre, certaines espèces, même après l'état adulte atteint, continuent à muer, soit après chaque ponte (Daphnies), soit périodiquement avec le retour des saisons (Ecrevisse). Dans ces conditions, le nombre des mues et les stades qui leur correspondent n'offrent qu'un degré limité de généralité et sont susceptibles de nombreuses variations.

Chez les insectes, le cadre d'exuviation de quatre mues larvaires, plus les deux mues de la métamorphose finale, paraît avoir une gé-

[1] Lorsque je fis connaître (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 11 juillet 1891) cet intéressant et nouveau Copépode d'eau douce, je l'avais baptisé du nom de *Belisarius Viguieri*. Mais j'appris presque immédiatement que M. E. Simon avait déjà employé le nom de *Belisarius*, comme terme générique, pour un Scorpion aveugle. Afin de remédier à ce double emploi, je changeai, sur les tirages à part de ma note, *Belisarius Viguieri* en *Viguierella cœca*, dénomination sous laquelle ce Copépode est cité à plusieurs reprises par M. Perrier dans son grand Traité de zoologie. Très peu de temps après moi, Mrazek, qui avait rencontré la même espèce en Bohême, la publiait (*Zoologischen Jahrbüchern. Abtheilung für Systematik*, etc., t. VII, p. 97, pl. IV, fig. 1-16) sous le nom de *Phyllognatopus paludosus*. Sa synonymie ainsi bien établie, c'est sous le nom de *Viguierella cœca* qu'elle devra dorénavant être citée.

néralité assez étendue. Cependant, les exceptions ne manquent pas chez les Lépidoptères eux-mêmes, où ce type a été le mieux reconnu. Certains Lépidoptères, en effet, n'ont que cinq mues, tandis que d'autres en comptent jusqu'à sept à dix. Enfin, chez les Ephémérides, on aurait constaté plus de vingt mues.

Si nous passons aux autres groupes d'Arthropodes, nous y trouvons peu d'observations complètes et exactes sur les mues. On aurait cependant constaté dix mues chez les *Argiopé* (Arachnide) et huit à dix chez les Myriapodes.

En somme, actuellement, il est impossible de trouver une loi un peu générale dans la succession et le nombre des mues chez les Arthropodes. Par suite des embryogénies diversement abrégées et des adaptations particulières des larves, le nombre des stades de développement et des mues peut varier considérablement, même chez des espèces assez voisines. Il nous a paru qu'il n'en était pas de même chez les Nématodes, et c'est après avoir acquis cette conviction, que nous nous sommes décidé à faire l'étude de ce phénomène.

La mue chez les Nématodes n'est, en effet, guère mieux connue que chez les Arthropodes. Son existence a été constatée à peu près par tous les observateurs ; mais sa succession et son nombre exact n'ont pas encore été déterminés avec précision.

Les meilleures observations que nous possédions actuellement à cet égard se trouvent dispersées dans le second volume de parasitologie de Leuckart[1], publié en fascicules successifs de 1866 à 1876. D'après l'illustre professeur, le *Cucullanus elegans* (p. 110-112) aurait trois mues, l'*Ascaris obtusa* (p. 114-115) deux mues, l'*Ascaris mystax* (p. 277, 282, 283) trois mues, l'*Oxyuris obvelata* (p. 340) une mue, le *Dochmius trigonocephalus* (p. 436-440) quatre à cinq mues, la *Trichina spiralis* (p. 550) pas de mue, la *Filaria medinensis* (p. 706) une mue. On voit de suite quelle discordance existe entre ces chiffres. La meilleure de ces observations est celle du *Dochmius trigonoce-*

[1] LEUCKART, *Die menschlichen Parasiten*, Leipzig, 1866-1876.

phalus, et cependant elle est décrite de telle façon qu'il est difficile de savoir si l'auteur a voulu parler de quatre ou de cinq mues.

Schneider[1] divisait la vie des Nématodes en trois stades : *embryon*, *larve*, *adulte*, séparés entre eux par deux mues. Chaque exuviation serait suivie d'une métamorphose. Il avoue cependant que cette division est peut-être défectueuse, des mues ayant pu lui échapper. Nous verrons, en effet, qu'il n'en connaissait que la moitié.

Charlton Bastian[2] a constaté l'existence d'une mue dans plusieurs genres, sans autres détails. D'après lui, Ehrenberg, Dujardin et Diesing, avant lui, auraient fait la même constatation chez trois espèces différentes.

Perez, dans son travail sur l'*Anguillule terrestre*[3], a consacré un court chapitre à la mue de l'animal étudié par lui. Il n'a observé qu'une seule mue et il affirme qu'elle est toujours unique. Je suis d'ailleurs persuadé qu'il n'a pas eu sous les yeux une mue régulière d'individus se développant normalement. Sa description et ses dessins rappellent bien plutôt des larves enkystées à la fin de leur second stade. Le *Rhabditis teres* s'enkyste très aisément à la fin de ce stade, dès que la nourriture ne lui convient plus. Sous cette forme

[1] SCHNEIDER, *Monographie der Nematoden*, Berlin, 1866, p. 292.

[2] On the Anatomy and Physiology of the Nematoids, etc. (*Philosophical transactions*, 1866, p. 559).

[3] PEREZ, *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'Anguillule terrestre* (*Annales des sciences naturelles*, *Zoologie*, 1868, t. VI, p. 174). — Perez s'est trompé dans la détermination de l'espèce étudiée par lui. Il avait cru retrouver le *Rhabditis terricola* de Dujardin ; mais il était dans une complète erreur. Le véritable *Rhabditis terricola* ne paraît encore avoir été revu par personne. Perez a confondu en une seule trois espèces distinctes :

1° Une espèce hermaphrodite, sur la conformation de laquelle il ne nous donne aucun renseignement.

2° Une espèce dioïque, dont il représente la queue mâle, figure 31, et très probablement la femelle, figure 23. Elle doit se classer dans le groupe des *Leptodera*.

3° Une seconde espèce dioïque, représentée par ses figures 25, 26, 29, 30, 32, 33 et 34. Cette espèce appartient au groupe des *Pelodera* et correspond au *Rhabditis teres* de Schneider et de Bütschli.

Il est possible et même probable que les larves sur lesquelles Perez a observé une mue fussent des larves du *Rhabditis teres*.

enkystée, il est très agile et peut exécuter de longues migrations à la recherche de milieux mieux pourvus. Il n'est pas surprenant que Perez ait souvent eu l'occasion de le rencontrer en cet état dans ses cultures.

Œrley, dans sa monographie des Rhabditides[1], a des notions assez confuses sur la mue et les stades de développement de ces Nématodes. Dans un premier passage (p. 53), il ne leur connaît qu'une seule mue et deux stades. Plus loin, s'inspirant sans doute des travaux de Schneider (p. 59), il divise leur existence en trois stades : embryon, larve, adulte, et admet, par conséquent, deux mues.

Nous avons encore à citer un excellent travail de Looss[2] sur l'*Anchylostoma duodenale*, qui eût permis à son auteur de formuler la loi générale de développement des Nématodes, s'il eût porté son attention sur ce point. Par la culture artificielle des larves et leur inoculation ensuite à des chiens, Looss a très exactement constaté l'existence de quatre mues et, par conséquent, de cinq stades chez ce parasite. Les larves effectuent les deux premières mues pendant leur période d'existence libre ; la seconde mue prenant la forme d'enkystement, que nous étudierons plus loin. Les troisième et quatrième mues s'effectuent seulement dans l'hôte où le parasite achève son évolution.

Dans un travail antérieur, sur le *Tylenchus devastatrix*[3], nous avons nous-même étudié la mue de ce parasite. Nous avons essayé de démontrer que la vie de ce Nématode se divise en cinq stades, dont les quatre premiers sont larvaires et le dernier correspond à l'état sexué adulte. Ces cinq stades sont séparés les uns des autres par quatre mues. Dès ce moment, nous avons affirmé que ce cadre d'exuviations était général chez les Nématodes, et qu'il répondait à une

[1] L. Œrley, *Die Rhabditiden und ihre medicinische Bedeutung*, Berlin, Friedländer, 1886.

[2] *Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde*, etc., t. XX, 1896, p. 865-870, et t. XXI, 1897, p. 913-926 et 10 figures.

[3] F. Debray et E. Maupas, *le* Tylenchus devastatrix, Kühn *et la Maladie vermiculaire des fèves en Algérie*, Alger, 1896, p. 40.

loi de développement de ces êtres. C'est à bien établir et à préciser cette loi que devront servir les observations que nous allons décrire.

Ces observations sont de valeurs différentes et peuvent se répartir en deux groupes distincts. Dans le premier, nous réunissons quelques faits isolés et détachés, recueillis accidentellement au cours d'autres recherches. C'est ainsi que chez le *Rhabditis monohistera*, chez un autre *Rhabditis*, chez deux *Cephalobus* et un *Tylenchus*, tous trois inédits, nous avons observé, à plusieurs reprises, la dernière mue, de laquelle les animaux sortent avec leurs organes génitaux complets. Cette mue est la plus facile à constater : c'est elle qui a été le plus souvent vue par les observateurs antérieurs. Nous avons également rencontré plusieurs individus de l'*Aphelenchus agricola* effectuant leurs dernière et avant-dernière mues. Ces observations nous apprennent peu de nouveau et nous les mentionnons, ici seulement, afin de bien établir la généralité du phénomène.

La seconde série, au contraire, comprend des observations recueillies au cours de recherches instituées méthodiquement, en vue d'une étude suivie et complète de la mue. Ces recherches ont porté sur sept espèces : deux *Rhabditis* et deux *Cephalobus* inédits, le *Cephalobus ciliatus*, le *Leptodera appendiculata* et l'*Angiostoma limacis*, ces deux derniers parasites des limaces. Chez chacune de ces espèces, des individus ont été mis en culture isolée depuis leur éclosion et suivis jour par jour. Nous allons décrire successivement les résultats de ces cultures, en commençant par celle du *Cephalobus ciliatus*.

Cet élégant Nématode, découvert en 1877 par Von Linstow et décrit exactement pour la première fois, en 1884, par de Man[1], est très commun dans les sables sahariens, dont nous aurons à nous occuper plus longuement dans un prochain travail sur la dessiccation et la reviviscence. Les individus, sur lesquels nous avons étudié la mue, tiraient leur origine de cette provenance.

Le *Cephalobus ciliatus* a un développement très lent ; aussi se

[1] J. G. de Man, *Die... Nematoden der niederländischen Fauna*, in-folio, 1884, p. 100.

prête-t-il admirablement à la constatation et à l'étude des mues. Leur longue durée permet aisément de les saisir et d'en suivre tous les détails évolutifs. Pour y parvenir, au mois de juillet 1895, j'isolai, dans une goutte d'eau, des œufs, à la ponte desquels j'avais assisté. Ces œufs vinrent à éclosion après cinq jours à cinq jours et demi, la température étant de 26 degrés centigrades. Une nourriture abondante fut donnée aux jeunes aussitôt à la sortie de l'œuf, et cette nourriture changée et renouvelée tous les jours. Les animaux passèrent à l'examen microscopique plusieurs fois par jour. Pendant toute la durée de ces observations, la température de mon cabinet de travail se maintint à un niveau constant de 26 degrés centigrades.

Les mues constatées sur chacun de ces individus furent au nombre de quatre. La *première* commença quatre jours après l'éclosion ; la *deuxième*, huit jours plus tard que la première ; la *troisième*, neuf jours plus tard que la deuxième ; la *quatrième*, dix à onze jours plus tard que la troisième.

A des signes, que nous décrirons plus bas, on peut reconnaître le début et la fin de chaque mue et par conséquent en établir la durée. La première et la deuxième durèrent un jour et demi; la troisième, deux jours et demi ; la quatrième, trois à quatre jours.

La taille, pour les individus d'une même mue, peut varier dans de certaines limites. Nous nous en sommes assuré en mesurant à chacune des exuviations une dizaine d'individus au début et à la fin de la mue. Les mesures de la fin ont toujours été prises sur des individus tenus dans de l'eau pure pendant la durée entière de la mue, et par conséquent empêchés d'absorber aucune nourriture. En outre, afin d'avoir des chiffres rigoureusement exacts, ces mesures de la fin furent prises sur des individus tués et immobilisés par douce chaleur. Au début, les animaux sont immobiles et rigides d'eux-mêmes.

Dans le tableau suivant, nous donnons les mesures extrêmes recueillies sur une dizaine d'individus pour chacune des mues au début et à la fin :

		Début.	Fin.	Accroissement.
1re mue		265 μ	330 μ	65 μ
		330	420	90
2e mue		330	450	120
		360	480	120
3e mue		410	540	130
		490	610	120
4e mue	♂	545	620	75
		560	686	126
	♀	560	720	160
		630	790	160

Il résulte des chiffres de ce tableau, qu'en achevant chacune de leurs mues et sans prendre aucune nourriture, les animaux s'accroissent rapidement d'un quart à un tiers de la longueur qu'ils avaient auparavant.

Les mêmes chiffres nous apprennent également que ce Nématode s'accroît fort peu dans l'intervalle qui sépare la fin d'une mue du commencement de la suivante. Le principal de son accroissement s'effectue pendant la période terminale de l'exuviation. Ce n'est qu'après la quatrième et dernière mue qu'un accroissement notable a lieu en dehors de ces phénomènes. En effet, finalement les mâles doivent atteindre une taille de 800 μ, et les femelles de 900 μ, c'est-à-dire 120 à 140 μ de plus qu'au sortir de la quatrième mue. Cet accroissement final lui-même est relativement très faible, puisqu'il ne représente guère qu'un sixième de la totalité de la longueur. Comme nous le verrons plus loin, le même accroissement final atteint et dépasse même de beaucoup la moitié de la longueur maximum des individus chez les *Rhabditis*. Nous verrons également que, chez ces *Rhabditis*, le principal de l'accroissement, pendant la durée totale de la vie, se produit dans les intervalles entre les mues ; au contraire de ce que nous venons de constater chez le *Cephalobus ciliatus*.

Pour le moment, nous n'insisterons pas plus longuement sur cette profonde différence de se comporter chez ces espèces distinctes. Mais nous y reviendrons dans un prochain travail sur la reviviscence,

phénomène sur lequel elle nous paraît jeter quelque lumière.

Dans les cultures méthodiques on reconnaît de suite les animaux qui commencent une mue. En effet, en temps ordinaire ces Nématodes sont en agitation perpétuelle, à la recherche des aliments, se contournant et se repliant de façons les plus diverses. Les individus se préparant à muer, au contraire, deviennent immobiles et rigides comme des cadavres. Ils prennent d'ailleurs l'aspect et l'attitude d'individus morts, qu'on aurait tués par une douce chaleur. Ils sont allongés et décrivent une légère courbe en croissant (fig. 1, 2). Pendant les premières heures, cette rigidité n'est pas encore absolue, et on peut voir ces individus exécuter de temps à autre quelques contractions, mais pour reprendre de suite leur attitude allongée. Environ une douzaine d'heures après le début, la rigidité devient parfaite et les animaux tombent dans un état de léthargie absolue. Incapables d'exécuter la moindre contraction, on peut les agiter et les déplacer sans les voir sortir de leur attitude de bâtonnets rigides.

Cet état léthargique dure pendant quelques heures, sans changement apparent d'aucune sorte. Puis, à l'extrémité antérieure, apparaît un vide entre le revêtement cuticulaire et l'extrémité céphalique du corps. Celui-ci subit un retrait qui le détache lentement de la cuticule et se raccourcit. Ce retrait ne tarde pas à se manifester également dans la région caudale, où le corps se détache aussi de la cuticule et se raccourcit. Le raccourcissement devient de plus en plus sensible par les deux extrémités, où l'étui cuticulaire apparaît (fig. 3) complètement vide. Le corps arrive ainsi à perdre environ un septième de sa longueur primitive. Pendant cette période de retrait, qui dure plusieurs heures, le corps demeure toujours inerte et rigide.

Plus tard, on le voit de temps à autre exécuter de légères contractions et ondulations à l'intérieur de l'étui cuticulaire, dont il s'est complètement détaché dans toute sa longueur (fig. 3).

Jusqu'ici l'étui cuticulaire a conservé sa forme et ses dimensions primitives, comme s'il servait encore de revêtement à l'ancien corps. Il représente un long tube hyalin, dans la région antérieure de la-

quelle on aperçoit, suspendu dans l'axe et attaché à l'orifice buccal, un mince bâtonnet (fig. 3, 4), débris ratatiné du revêtement cuticulaire de l'ancienne cavité buccale ou pharynx. En arrière, dans la région caudale, un autre mince bâtonnet chitineux inséré obliquement, représente le revêtement chitineux de la partie rectale de l'intestin attachée à l'anus. Les piquants et appendices fourchus du pourtour de la bouche sont demeurés intacts et en place comme auparavant.

Les mouvements et les contractions de l'animal devenu libre à l'intérieur de cette longue et étroite prison se montrent de plus en plus fréquents et prennent une amplitude de plus en plus grande. Bientôt ces contractions finissent par entraîner dans leur mouvement l'ancien étui cuticulaire qui leur obéit et plie avec le corps. Celui-ci, en même temps, se rallonge lentement et finit par remplir de nouveau toute la cavité du tube cuticulaire. Cette distension se continuant et les contractions devenant de plus en plus énergiques et continues, l'étui cuticulaire cède et se distend à son tour en s'amincissant. L'animal récupère peu à peu son ancienne puissance contractile et dès lors s'agite sans repos, en se tordant et se contournant dans tous les sens. Il continue à s'allonger et reste encore revêtu de l'ancienne cuticule qui l'enveloppe de toutes parts sous la forme d'une mince pellicule, visible seulement par ses plissements dans la concavité des sinuosités du corps. On la reconnaît encore, à l'extrémité antérieure, par les anciens appendices péribuccaux qui forment comme une coiffe hérissée sur les nouveaux. L'élongation du corps se continuant, la vieille cuticule finit par céder et se déchirer en lambeaux, que l'animal traîne encore quelquefois assez longtemps après lui. Ces lambeaux cuticulaires, la plupart du temps, surtout dans les trois premières mues, disparaissent rapidement sans laisser de trace.

A chaque mue, l'animal renouvelle donc entièrement le revêtement chitineux du corps, des appendices péribuccaux, de la cavité buccale et du rectum, démonstration de l'origine exodermique commune de ses parties.

La conformation du nouveau revêtement chitineux est, sauf les dimensions, absolument identique au précédent jusque dans ses moindres détails. Il n'y a de différence qu'à la première mue et seulement dans les trois appendices péribuccaux. Ceux-ci, en effet, chez le jeune, avant cette première mue, ont la forme d'un bâtonnet simple avec deux épines de chaque côté (fig. 4). Après la mue, les nouveaux appendices revêtent la forme fourchue avec plusieurs épines latérales, caractéristique de l'espèce. Il y a donc là une métamorphose progressive.

La grande élongation que le corps de l'animal effectue pendant la phase active de la mue se fait aux dépens des matériaux de réserve accumulés dans les cellules de l'intestin. Celles-ci, en effet, au début de la mue, sont toujours littéralement bourrées de granulations albumino-graisseuses. Il en résulte que le tractus intestinal apparaît alors comme un gros cordon noirâtre et opaque. En même temps, sa lumière étant vidée de tout contenu étranger, ses parois internes sont affaissées sur elles-mêmes. L'intestin, dans toute sa longueur, forme donc une masse compacte, dans laquelle on distingue à grand'peine les limites des cellules. Lorsque l'animal entre dans la phase active de la mue, les granulations albumino-graisseuses fondent peu à peu, résorbées et assimilées par le travail d'échanges et de reconstitution qui s'effectue dans toute la longueur du corps. En même temps, l'animal recommençant à prendre de la nourriture, la lumière de l'intestin se reconstitue. A la fin de la mue, le tractus intestinal, dans toute sa longueur, est devenu aussi clair et transparent qu'il était opaque au début.

En résumé, nous avons constaté, avec toute la certitude désirable, l'existence de quatre mues successives chez notre *Cephalobus*. Ces quatre mues divisent sa vie en cinq stades nettement séparés. Pendant les trois premiers stades, les animaux, sauf la longueur, ne diffèrent en rien extérieurement les uns des autres. Les différences internes sont également à peu près nulles.

A l'éclosion, au sortir de l'œuf, l'animal vient au monde avec tous

ses organes complets, sauf les organes génitaux. Ceux-ci sont, en effet, dans un état très rudimentaire, et, sur le vivant, apparaissent (fig. 2, *g*) sous la forme d'une petite tache claire, ovale, se détachant vers le milieu de l'intestin et sur son côté ventral. Examiné à l'aide des réactifs et avec de bons objectifs, ce rudiment se montre composé (fig. 16) de deux gros noyaux germinatifs nucléolés, flanqués de deux petits noyaux somatiques; le tout enveloppé d'une fine membrane. Cette apparence et cette structure rudimentaires se maintiennent sans changement pendant toute la durée du premier et du second stade et jusqu'à l'entrée du troisième, au sortir de la seconde mue. Pendant toute cette période, aucun indice, aucune structure particulière ne permet de distinguer les futurs mâles et les futures femelles. Il n'existe encore aucune différenciation sexuelle apparente.

C'est à la fin du troisième stade et surtout pendant la longue durée de la troisième mue que le développement des organes génitaux prend un essor rapide. A ce moment, chez les femelles, les deux gros noyaux germinatifs se doublent (fig. 22) et sont au nombre de quatre. Ils sont réunis et enveloppés en une série rectiligne dans un mince tube, développement de la membrane enveloppante du rudiment primitif. Un petit noyau terminal remplit l'extrémité postérieure ; d'autres noyaux plus petits se voient sur les côtés. Tous ces petits noyaux dérivent des deux noyaux somatiques primitifs. En avant, le tube membraneux se continue en un cordon plein composé de deux rangées de petites cellules de forme cubique. Ce cordon fait brusquement un coude en arrière et vient se terminer dans un amas plus épais de petites cellules, situé à la face ventrale, immédiatement au-dessous du tégument. Dans cet amas, on distingue une fente transversale pénétrant de la surface vers le centre. Cette fente représente le futur orifice génital et le cordon cellulaire répond à l'oviducte et à l'utérus encore à l'état rudimentaire.

Pendant le quatrième stade, le développement des organes génitaux se continue activement et on peut dès lors distinguer les mâles

des femelles, même sur le vivant. Chez les femelles, la tache claire génitale s'est très allongée et apparaît sur le côté ventral et sur le côté dorsal (fig. 1). La tache ventrale est coupée en deux par une fente transversale, rudiment du vagin. Mais la distinction des deux sexes est peut-être encore plus nette dans la région caudale. La queue des femelles est plus mince et plus effilée que celle des mâles (fig. 7, *a*, *b*). Chez les premières, l'extrémité de l'intestin occupe toute la lumière de la cavité générale ; tandis que chez les seconds cette extrémité est refoulée vers le dos par le testicule, qui apparaît sous l'aspect d'une bande ventrale claire et transparente. En outre, chez la femelle, la région rectale est rendue plus ou moins opaque par de nombreuses granulations albumino-graisseuses. Chez le mâle, au contraire, cette région, plus massive et plus épaissie, est claire et transparente. Cette transparence et cet épaississement sont déterminés par la présence d'un tissu embryonnaire, dans lequel vont se former les spicules et leurs dépendances. Toutes ces différences sexuelles sont nettement apparentes sur le vivant.

Au sortir de la quatrième mue, début du cinquième stade, les organes génitaux, non encore mûrs pour la génération, possèdent cependant toutes leurs parties essentielles. C'est, en effet, pendant la longue durée de cette dernière mue que se font les progrès les plus importants dans l'évolution de ces organes. Chez les mâles, les spicules et la pièce accessoire ou gorgeret apparaissent peu à peu et se forment au cours de cette mue.

Chez les femelles (fig. 15), la fente vulvo-vaginale fermée du stade antérieur se transforme en une vulve et un vagin ouverts au dehors. L'utérus et l'oviducte embryonnaires sont devenus des tubes largement ouverts et à parois minces. Quant à l'ovaire proprement dit, on y compte de quatorze à vingt gros noyaux germinatifs, disposés sur un seul rang. Les plus en avant commencent même à s'entourer de vitellus.

Au début du cinquième stade, les animaux possèdent donc tous leurs organes. Il faudra encore trois à quatre jours pour que les or-

ganes génitaux arrivent à maturité complète, que les mâles s'accouplent et que les femelles pondent leurs premiers œufs. C'est pendant ces derniers jours que s'achève l'accroissement final du *Cephalobus ciliatus,* l'amenant à sa taille définitive ; accroissement qui, nous l'avons vu plus haut, représente un sixième de la longueur totale.

Nous allons passer maintenant à la description de la mue chez le *Rhabditis Caussaneli*[1], espèce sur laquelle nous aurons plus d'une fois à revenir dans notre étude sur la sexualité chez les Nématodes.

La mue, chez ce *Rhabditis*, est plus difficile à constater que chez le *Cephalobus ciliatus*. Les animaux, en train de muer, ne s'immobilisent pas aussi longuement et aussi complètement, en prenant l'aspect de bâtonnets rigides. Si, à l'approche de la mue, on réussit à les voir droits et raides, ce n'est que pour un temps court et ils reprennent bientôt leur mobilité. On ne les distingue donc que difficilement des autres. En outre, surtout pour les deux premières mues, les dépouilles cuticulaires sont si fines et délicates, qu'elles échappent très aisément à la vue, masquées par les matières granuleuses en décomposition avec lesquelles on nourrit ces animaux. Ajoutons, en dernier lieu, que le phénomène a une évolution courte et rapide. Toutes les phases se succèdent si vivement, que, du moment où dans une culture on a découvert des individus rectilignes

[1] Cette espèce étant inédite, nous en donnons une description abrégée provisoire : cuticule lisse ; bouche à trois lèvres avec chacune deux papilles ; cavité buccale courte ; œsophage avec deux bulbes ; clapets du bulbe postérieur très peu développés ; queue de la ♀ conique, terminée par une pointe deux fois aussi longue que le cône et avec deux papilles situées au point de jonction du cône et de la pointe ; utérus très développés pouvant contenir chacun de 50 à 60 œufs ; ovo-vivipare, mais surtout ovipare ; bursa pelodérienne, large, avec 9 papilles, distribuées en 3 groupes de trois, celles du groupe antérieur plus espacées entre elles ; spicules non soudés, forts, teintés en brun foncé, ainsi que le gorgeret ; le corps des ♀ mesure de 2 350 μ à 3 070 μ, celui des ♂ de 1 360 à 1 970 μ ; la longueur de l'œsophage varie entre 230 et 340 μ, la queue de la ♀ entre 105 et 130 μ ; la cavité buccale mesure de 18 à 20 μ, les spicules des ♂ de 70 à 80 μ. Cette espèce est dioïco-hermaphrodite : on trouve 2 ♂ contre 1 000 ♀. Dédiée à la mémoire du regretté docteur Caussanel, professeur à l'école de médecine d'Alger.

et immobiles, on peut être certain qu'on ne tardera pas à en voir traînant derrière eux une dépouille cuticulaire de mue. La phase, si caractéristique chez le *Cephalobus ciliatus*, de retrait du corps à l'intérieur de l'étui cuticulaire, est ici fort peu apparente.

Désirant cependant faire une étude méthodique de la mue et de l'accroissement chez cette espèce, j'ai procédé de la façon suivante : plusieurs femelles adultes furent placées dans une goutte d'eau pure, où je les laissai pondre environ deux cent cinquante œufs et les supprimai. J'attendis ensuite l'éclosion des œufs et n'ajoutai une bonne nourriture bien appropriée que lorsque tous les œufs sans exception furent éclos. De cette façon, tous les individus de la culture se trouvèrent à un degré de développement semblable.

Cette culture fut surveillée jour et nuit. Dès que les premiers signes d'une mue apparurent, dix individus portant les indices du début de la mue furent extraits, tués et mesurés ; dix autres individus montrant les indices de la fin de la mue, c'est-à-dire déjà à moitié sortis de leur dépouille cuticulaire et la traînant derrière eux, furent traités de la même façon. Je pris tout d'abord la mesure de dix larves immédiatement au sortir de l'œuf. Dix autres larves furent mesurées vers le milieu de l'intervalle entre chaque mue. Enfin des séries de dix individus furent encore traitées de la même façon : 1° au moment de l'apparition du premier œuf dans l'utérus ; 2° au moment de la ponte du premier œuf ; 3° enfin toutes les vingt-quatre heures ensuite pendant sept jours, jusqu'à épuisement de la culture. Pendant les trois à quatre derniers jours, les animaux avaient complètement épuisé leur stock de sperme et cessé de pondre. Comme cette espèce hermaphrodite ne vit que cinq à six jours au plus après ce moment, on peut dire que les animaux de la dernière série avaient atteint le degré extrême de leur développement.

Il serait fastidieux et inutile de reproduire ici tous les chiffres de mesures ainsi obtenus ; nous nous contenterons de donner les moyennes des séries de dix.

Cette culture fut commencée le 1er février et achevée le 15. Voici

les chiffres moyens, avec la date, l'heure de chaque observation et la température ambiante, dans laquelle vivaient les animaux :

1, 9 h. s.	15°	Larves venant d'éclore.................	335 μ.
2, 7 h. s.	15	Entre l'éclosion et la première mue	461
3, 10 h. m.	15	Début de la première mue....	540
—	15	Fin de la première mue................	576
— 8 h. s.	15	Entre la première et la deuxième mue...	730
4, 8 h. m.	14	Début de la deuxième mue	824
—	14	Fin de la deuxième mue...............	862
— 5 h. s.	13	Entre la deuxième et la troisième mue...	937
5, 3 h. m.	13	Début de la troisième mue............	1045
—	13	Fin de la troisième mue	1109
— 12 h. m.	13	Entre la troisième et la quatrième mue..	1212
6, 2 h. s.	12,5	Début de la quatrième mue.............	1444
—	12	Fin de la quatrième mue...............	1521
7, 1 h. s.	12	Un premier œuf dans l'utérus...........	1886
8, 6 h. m.	12	Ponte du premier œuf...........	2157
9, 8 h. m.	12	— —	2409
10, —	12	— —	2602
11, —	12	— —	2799
12, —	13	— —	2865
13, —	14	— —	2888
14, —	15	— —	2893
15, —	16	— —	2952

Nous voyons par ce tableau que :

Le 1er	stade dure	39 heures	avec une	température de	15°
Le 2e	—	22	—	—	15
Le 3e	—	20	—	—	14
Le 4e	—	34	—	—	13
Le 5e	—	9 à 10 jours		—	14

On peut disposer les chiffres de ce tableau de la façon suivante :

	1.	2.	3.	4.	
Éclosion	335				
			 205		
1re mue	540			240	1er stade.
		35......			
	576				
			 247		
2e mue..............	824			284	2e stade.
		37......			
	862				
			... 183		
3e mue..............	1045			247	3e stade.
		64......			
	1109				
4e mue	1444			411	4e stade.
	1521	76			
Fin de l'accroissement.	2952		... 1431	1431	5e stade.
Totaux........... ..		212	2401	2613	
		8 %	92 %		

Ce second tableau, comme on le voit, est divisé en quatre colonnes de chiffres. Dans la première est donnée en μ la longueur du Nématode : 1° au moment de l'éclosion; 2° immédiatement avant et après chaque mue; 3° à la fin de son accroissement. Les chiffres de la seconde colonne expriment la différence de longueur entre le commencement et la fin de chaque mue. La troisième colonne donne la longueur d'accroissement de la fin d'une mue au commencement de la suivante. Avec la quatrième colonne, enfin, nous avons les longueurs totales d'accroissement pendant chacun des stades.

Nous voyons par les totaux que l'accroissement, au moment même de la mue, n'a été que de 8 pour 100 de l'accroissement total. Encore suis-je persuadé que ce chiffre est un peu exagéré ; à cause de la difficulté, ou même de l'impossibilité de saisir le moment exact où commencent et finissent les mues. Les sujets sur lesquels ont été prises ces mesures ont pu être souvent ou bien trop jeunes pour la mesure du début, ou trop âgés pour celle de la fin, les animaux étant en voie d'accroissement indiscontinu. Il en résulte probablement une majoration du total.

Quoi qu'il en soit, un résultat ressort très nettement de ces chiffres ainsi présentés : l'accroissement chez ce Nématode est d'une continuité uniforme. Il n'y a pas de périodes d'arrêt, suivies d'une extension brusque au moment de chaque mue, comme on l'a constaté dans la mue des Crustacés et des Insectes et comme nous l'avons reconnu, à un moindre degré il est vrai, chez le *Cephalobus ciliatus*. Autrement dit, chez ce *Rhabditis*, la mue et l'accroissement ne sont pas en corrélation directe et nécessaire. Les deux phénomènes sont indépendants l'un de l'autre.

Cette indépendance et cette continuité de l'accroissement sont encore bien démontrées par les chiffres suivants empruntés au même tableau :

335, 461, *576*, 730, *862*, 937, *1109*, 1212, *1521*, 1886, 2157, 2409, 2602, 2799, 2865, 2888, 2893, 2952 ;

dans lesquels les nombres soulignés nous donnent les longueurs au

moment de l'éclosion et à la fin de chaque mue, tandis que les non soulignés expriment les longueurs d'animaux mesurés au milieu de chacun des quatre premiers stades et de vingt-quatre en vingt-quatre heures pendant toute la durée du cinquième stade. On y voit que l'accroissement se continue graduellement et sans arrêt pendant toute la durée des stades. Enfin nous devons remarquer tout particulièrement l'énorme accroissement du cinquième stade, continué pendant neuf jours en dehors de toute mue et représentant 49 pour 100 de l'accroissement total.

Nous avons encore vérifié cette indépendance par l'expérience suivante : dix larves effectuant leur deuxième mue et encore enveloppées dans leur ancienne dépouille et dix larves effectuant leur troisième mue dans le même état ont été isolées dans deux gouttes d'eau pure, chaque série à part. Ces larves, bien que complètement dépourvues de nourriture, ont continué à évoluer et ont effectué les premières leur troisième, les secondes leur quatrième mue. La durée de temps employée à parcourir cette évolution a été simplement de quatre à cinq heures plus longue que chez les larves sœurs bien nourries.

Au sortir de ces dernières mues, ces larves étaient fortement émaciées et, chiffre moyen, mesuraient, celles de la troisième mue, 882 μ, celles de la quatrième, 1 175 μ. Les larves bien nourries pendant les mêmes stades sortent de ces mues respectivement avec des longueurs de 1 109 et 1 521 μ ; ce qui correspond à un accroissement respectif de 247 et 412 μ ; tandis que les larves émaciées ne se sont accrues que de 20 et 65 μ ; c'est-à-dire avec des différences en moins de 227 et 347 μ.

Ainsi donc, ces larves mal nourries ne se sont accrues respectivement que d'un douzième et d'un sixième de l'accroissement normal et ont, malgré cela, effectué régulièrement leur mue avec un simple retard de quatre à cinq heures. Cette observation, nous semble-t-il, est encore plus concluante que les précédentes et démontre d'une façon péremptoire l'indépendance de la mue et de l'accroissement chez notre *Rhabditis*.

Je me suis étendu un peu longuement sur cette particularité de la mue chez les *Rhabditis*, à cause de la façon différente dont les *Cephalobus* se comportent dans les mêmes circonstances. Chez ces derniers, en effet, l'accroissement et la mue sont en corrélation directe. Nous avons déjà signalé cette différence plus haut. Elle résulte évidemment d'une adaptation particulière et spéciale du tégument dans chacun de ces deux genres.

Lorsque de jeunes *Rhabditis* ont parcouru un de leurs stades primaires en l'absence complète de nourriture, comme nous l'avons décrit plus haut, ces individus ne récupèrent plus ultérieurement le déficit d'accroissement causé par cette période de disette. Je m'en suis assuré, en plaçant dans une goutte d'eau pure dix larves choisies au moment où elles effectuaient leur troisième mue et étaient encore enveloppées dans leur ancienne dépouille cuticulaire. Je les surveillai et dès qu'elles eurent mué pour la quatrième fois, je leur redonnai une abondante nourriture. Je les conservai ainsi bien nourries jusqu'à ce qu'elles eussent fini de pondre et eussent atteint à leur plus grand développement. Mesurées alors, elles accusèrent une taille moyenne de 2 380 μ. Dix de leurs sœurs, qui avaient été abondamment nourries pendant toute la durée de leur vie, atteignirent à une taille moyenne de 2 729 μ; c'est-à-dire 349 μ de plus, chiffre qui, à 2 μ près, concorde avec celui que nous avions obtenu plus haut, en mesurant les individus émaciés immédiatement au sortir de la quatrième mue.

On peut donc, en supprimant la nourriture aux larves pendant le quatrième stade, réduire d'un huitième la taille des individus ainsi traités, si abondante que soit leur nourriture pendant le reste de leur vie.

En outre de la taille, qui d'ailleurs n'est pas toujours un signe absolument sûr, le quatrième stade larvaire peut encore se reconnaître à un caractère facile à distinguer, même avec un faible grossissement. Pendant les trois premiers stades, le rudiment génital apparaît sous l'aspect d'une petite tache claire oblongue et homogène

se détachant latéralement sur le fond noir opaque de l'intestin (fig. 8). Après la troisième mue et pendant toute la durée du quatrième stade, cette tache claire, déjà notablement accrue, est en outre coupée transversalement en deux par une fente étroite (fig. 9), représentant le vagin et la vulve rudimentaires, non encore ouverts au dehors. Cette fente vulvo-vaginale apparaît claire et hyaline dans la masse génitale légèrement opaque et blanchâtre. Ce n'est qu'à la fin de la quatrième et dernière mue, que l'orifice génital se complète et s'ouvre au dehors.

Pendant le premier stade, le rudiment génital (fig. 17) conserve sa forme la plus simple. Il est composé de deux gros noyaux germinatifs nucléolés et de deux petites cellules somatiques, le tout enveloppé d'une fine membrane. Cette structure est identique à celle que nous avons constatée chez le *Cephalobus ciliatus*. Au second stade (fig. 20), un développement sensible s'est déjà produit. Les noyaux germinatifs se sont transformés en cellules et multipliés au nombre de quatre. Ils sont enveloppés dans une fine membrane, aux parois de laquelle on distingue six à sept petits noyaux, dérivés des deux cellules somatiques primitives. Le développement se continue pendant le troisième stade et nous trouvons alors le rudiment génital sous l'aspect (fig. 21) d'un corps étroit, de forme allongée cylindrique. Au centre existe un amas de petites cellules somatiques qui, dans le prochain stade, donneront naissance à l'utérus et à l'oviducte. De chaque côté de cet amas, on voit six à sept cellules germinatives représentant les futurs ovaires, à l'extrémité de chacun desquels se trouve une petite cellule terminale somatique. Au stade quatre (fig. 14), l'organe génital est constitué dans presque toutes ses parties essentielles. Le rudiment de l'utérus s'est allongé en un cordon composé de petites cellules cubiques. Au centre, il s'est soudé avec le rudiment vulvo-vaginal dérivé de cellules ectodermiques et dans lequel la fente vaginale est déjà nettement creusée. Aux extrémités, les deux ovaires se sont fortement accrus par la multiplication des cellules germinatives et sont déjà recourbés en crosse. Toutes ces parties, déjà nettement

dessinées, vont s'achever et se compléter après la quatrième mue, début du cinquième stade.

Nous avons donc retrouvé chez le *Rhabditis Caussaneli* les quatre mues et les cinq stades constatés chez le *Cephalobus ciliatus*. Cette identité d'évolution est remarquable, étant donné l'énorme différence dans la durée de l'existence chez les deux espèces. Le *Rhabditis*, en effet, la parcourt et l'achève en quatorze à quinze jours, tandis que le *Cephalobus* peut vivre de onze à douze mois. Chez le premier, la période d'accroissement dure de quatre à cinq jours, chez le second, de quarante à quarante-cinq jours. Malgré cela, le parallélisme le plus parfait se retrouve dans les phases de l'évolution, courtes et rapides chez l'un, allongées et lentes chez le second.

Sans en avoir fait une étude aussi complète que chez les deux espèces précédentes, j'ai cependant suivi méthodiquement l'accroissement et les mues chez le *Rhabditis pellio* Schneider [1]. J'ai procédé, comme pour le précédent, par des pontes et des éclosions obtenues dans une goutte d'eau pure, puis par la culture, avec nourriture abondante, des jeunes issus de ces éclosions. Cette culture, commencée le 6 mars, se fit par une température courante de 17 degrés centigrades. Cinq individus furent tués et mesurés au moment de chaque mue, puis, après la dernière mue, toutes les vingt-quatre heures, jusqu'à extinction par sénilité des derniers individus. Dans le tableau suivant, je résume cette culture en donnant la date, l'heure du jour et le chiffre moyen en μ de la longueur des individus sacrifiés et mesurés à chaque observation.

[1] Sous ce nom de *Rhabditis pellio*, on confond deux espèces distinctes : 1° le type décrit par Schneider (*Monographie der Nematoden*, p. 154); 2° celui décrit par Bütschli (*Beiträge zur kenntniss der freilebenden Nematoden*, p. 112). La première espèce est une forme pélodérienne, la seconde une forme leptodérienne et, malgré l'opinion contraire de Bütschli, je me suis convaincu que cette absence ou cette existence d'un prolongement caudal mâle constitue bien un excellent caractère distinctif. J'ai eu occasion d'observer des milliers d'individus des deux types, obtenus dans des cultures isolées, et jamais je n'ai vu ce caractère faire défaut. Les deux formes se distinguent encore d'ailleurs l'une de l'autre par quelques autres différences moins apparentes.

6, 1 h. s.	Larves venant d'éclore		340
7, 5 h. s.	Première mue		470
8, 8 h. m.	Deuxième mue		670
9, 2 h. m.	Troisième mue	♀	1000
		♂	890
10, 1 h. m.	Quatrième mue	♀	1510
		♂	1330
10, 8 h. s.	Premiers œufs dans l'utérus		2160
11, 8 h. m.	— —		2402
12, —	— —		2888
13, —	— —	♀	3224
		♂	2230
14, —	— —		3330
15, —	— —		3400
16, —	— —		3417
17, —	— —		3439
18, —	— —		3481
19, —	— —	♀	3530
		♂	2780

Toutes ces mesures, sauf quatre, ont été prises sur des femelles.

Le premier stade a duré vingt-huit heures ; le deuxième, quinze ; le troisième, dix-huit ; le quatrième, vingt-trois ; le cinquième, enfin, neuf à dix jours.

L'accroissement est de 130 μ pendant le premier stade, de 200 μ pendant le deuxième, de 330 μ pendant le troisième, de 510 μ pendant le quatrième, et de 2020 μ pendant le cinquième. C'est donc à l'époque où l'animal a cessé de muer que se fait le plus fort de son accroissement : résultat parfaitement d'accord avec ce que nous avons constaté chez l'espèce précédente.

Le *Leptodera appendiculata* Schneider est, comme les deux *Rhabditis* précédents, une espèce à évolution courte et rapide. Nous avons cependant réussi à en suivre et constater les quatre mues en procédant par une culture organisée de la même façon que celles des deux *Rhabditis*. Cette culture fut faite au mois de mars par une température courante de 16 degrés centigrades. Inutile de dire que ce fut seulement la forme libre de ce Nématode qui fut mise en expérience.

Dans le tableau ci-dessous nous résumons cette culture, en donnant la date, l'heure et le chiffre moyen en μ de la longueur des individus mesurés à chaque observation. Pour être bien certain des individus mesurés, il furent toujours choisis traînant encore après eux leur dépouille exuviale. Au quatrième et au cinquième stade, nous avons pris les mesures sur des femelles. Un accident nous a empêché de prolonger cette culture plus de trois jours après l'âge adulte atteint.

6, 11 h. m.	Jeunes venant d'éclore.................	271 μ
7, 3 h. s.	Première mue........................	371
8, 8. h. m.	Deuxième mue........................	497
9, 4 h. m.	Troisième mue........................	670
10, 1 h. m.	Quatrième mue........................	989
11, 8 h. m.	Première ponte........................	1280
12, —	—	1343
13, —	—	1358

Nous voyons, d'après ce tableau, que le premier stade a duré vingt-huit heures; le deuxième, 17; le troisième, 20; le quatrième, 21; le cinquième, quatre à cinq jours; les femelles adultes ayant toujours une existence assez courte, soit qu'elles meurent naturellement, soit qu'elles succombent à la suite d'éclosions intra-utérines.

L'accroissement pendant le premier stade a été de 100 μ, de 126 μ pendant le deuxième, de 173 μ pendant le troisième, de 319 μ pendant le quatrième et, enfin, de 369 μ pendant le cinquième.

Le *Cephalobus concavus*, dont nous allons nous occuper maintenant, est une espèce inédite, d'origine saharienne. Nous aurons à y revenir de nouveau dans un prochain travail sur les espèces reviviscentes du Sahara, et alors nous en donnerons une description complète.

Cette espèce est à évolution lente comme le *Cephalobus ciliatus*, cependant moins lente que chez ce dernier. Les mues sont annoncées par un état léthargique rigide, qui permet de reconnaître aisément les individus en voie d'exuviation. D'un autre côté, les dépouilles

cuticulaires, plus fines et plus fragiles, échappent facilement à l'observation.

Quoi qu'il en soit, je me suis assuré avec la certitude la plus complète de l'existence des mues au nombre de quatre. Pour y arriver, j'ai isolé ensemble un certain nombre d'œufs pondus le même jour. Puis, lorsqu'ils ont été éclos, j'ai donné une bonne nourriture aux jeunes et suivi leur accroissement et leur évolution jour par jour. Cette culture fut instituée au mois de novembre par une température de 21 degrés centigrades.

Le tableau suivant la résume en donnant les dates et les longueurs moyennes des individus observés :

2	novembre.	Éclosion	370 µ
6	—	Première mue	450
9	—	Deuxième mue	610
13	—	Troisième mue	850
17	—	Quatrième mue	1150
—	—	Taille maximum	1770

Les mues se sont succédé assez régulièrement à des intervalles de quatre jours. Le deuxième stade seul paraît avoir été un peu plus court.

L'accroissement a été de 80 µ pendant le premier stade, de 160 µ pendant le deuxième, de 240 µ pendant le troisième, de 300 µ pendant le quatrième et de 620 µ pendant le cinquième.

Le *Cephalobus truncatus* est également une espèce inédite d'origine saharienne et dont nous donnerons ailleurs une description complète. Au mois de novembre, par une température moyenne de 21 degrés centigrades, nous avons étudié l'évolution et la succession des mues dans une culture méthodique, organisée comme pour l'espèce précédente. Ici les phénomènes se succèdent beaucoup plus rapidement. Malgré cela nous avons pu constater avec toute la certitude possible les quatre mues reconnues chez les précédentes espèces. Nous résumons cette culture dans le tableau suivant, en donnant les dates et la longueur moyenne des individus observés :

10 novembre,	3 h. m......	Éclosion...........	217 μ
11 —	8 h. s	Première mue.	290
13 —	10 h. m......	Deuxième mue.....	420
14 —	11 h. s.......	Troisième mue.....	590
16 —	2 h. s...... .	Quatrième mue.....	820
18 —	1 h. m.	Ponte des premiers œufs.	
		Taille maximum...........	1500

Le premier stade a duré quarante et une heures; le deuxième, trente-huit heures; le troisième, trente-sept heures; le quatrième, trente-neuf heures; quant au cinquième, n'ayant pas suivi d'animaux jusqu'à leur extrême vieillesse, nous ignorons sa durée.

L'accroissement pendant le premier stade est de 73 μ; de 130 μ pendant le deuxième; de 170 μ pendant le troisième; de 330 μ pendant le quatrième, et de 680 μ pendant le cinquième.

Après avoir étudié la mue chez des espèces vivant entièrement à l'état libre, il était intéressant de la suivre chez une espèce à existence en partie libre, en partie parasitaire. C'est, en effet, une espèce de cette nature, le *Dochmius trigonocephalus*, dont s'est servi Leuckart[1] pour nous donner les observations de mues les plus complètes que nous possédions actuellement. Malheureusement, les renseignements que nous fournit l'illustre savant allemand ne sont pas d'une clarté parfaite. A la page 438 de son texte, il semble bien qu'il n'admet l'existence que de quatre mues, et c'est ainsi, d'ailleurs, que l'ont compris les auteurs qui se servent de ses observations. Mais lorsqu'on poursuit avec attention la lecture de ce texte jusqu'à la page 440, on y trouve la mention d'une nouvelle mue, qui en élève le chiffre total au nombre de cinq. Toutes nos observations nous permettent d'affirmer que cette cinquième mue n'existe pas. Le *Dochmius trigonocephalus*, dans son évolution, parcourt cinq stades, dont deux à l'état libre et les trois derniers à l'état de parasite. Ces cinq stades sont séparés les uns des autres par quatre mues.

Cette évolution est celle que nous avons constatée chez l'*Angios-*

[1] R. Leuckart, *Die menschlichen parasiten*, etc., t. II, 1876, p. 133 et 436-440.

toma limacis de Dujardin ; espèce que nous avons choisie pour sujet de nos observations. Ce Nématode est assez commun dans l'intestin des diverses Limaces qui vivent aux environs d'Alger.

Afin de suivre exactement ses mues, nous avons éventré deux femelles adultes et placé, dans une goutte d'eau pure, les œufs sortis de leurs utérus. Les jeunes éclos de ces œufs mesuraient de 400 à 430 µ. Lorsque tous ont été éclos, nous leur avons donné en nourriture de la Limace pourrie. Cet aliment a été absorbé avidement. Les larves se sont accrues pendant trois jours et demi, au bout desquels elles atteignirent une longueur de 650 à 700 µ et effectuèrent alors leur première mue. Elles continuèrent ensuite de prendre de la nourriture et de s'accroître, et, après quatre jours, arrivèrent à mesurer de 950 à 1000 µ. A ce moment, elles cessèrent de se nourrir et de croître, bien qu'elles fussent constamment pourvues d'une nourriture fraîche et abondante. Deux à trois jours plus tard, je les trouvai enkystées. Parvenues à la fin de leur deuxième stade de développement, elles étaient devenues inaptes à continuer une existence libre, en perdant la faculté de s'y nourrir. Au lieu d'effectuer une simple mue, elles sécrétèrent une épaisse enveloppe kystique, afin de pouvoir attendre, sous son abri, l'occasion favorable de passer dans l'hôte, qui leur fournira le milieu spécial et indispensable à la continuation de leur développement. Cette enveloppe kystique n'est nullement une production particulière et nouvelle. Nous le démontrerons amplement plus loin ; elle n'est, chez ces Nématodes, qu'une modification et une adaptation de la seconde mue, et doit être comptée comme telle dans la série des exuviations. Les larves, d'ailleurs, se dépouillent de cette enveloppe kystique, aussitôt qu'elles rencontrent des Limaces, à l'intérieur desquelles elles continuent et achèvent leur développement.

Nous conservâmes ces larves enkystées cinq à six jours, sans leur voir prendre le moindre aliment et sans apercevoir le moindre changement dans leur état.

Nous déposâmes alors une centaine de ces larves sur le dos de

deux Limaces nourries en captivité avec de la salade depuis douze jours. Six jours après cette inoculation, une des Limaces fut sacrifiée. Nous trouvâmes, dans l'intestin de cette Limace, sept Angiostomes adultes et neuf encore à l'état de larves, mesurant de 1 400 à 1 600 μ. Les sept adultes avaient évidemment une origine bien antérieure à notre inoculation ; les neuf larves, au contraire, dérivaient bien certainement de cette inoculation. Elles s'étaient dépouillées de leur enveloppe kystique, correspondant à la deuxième mue et s'étaient accrues de 500 à 600 μ.

Nous les plaçâmes dans une goutte d'eau pure et, le lendemain, en les examinant de nouveau, nous les trouvâmes toutes en voie de muer. Cette mue, ainsi que nous le démontra l'examen des organes génitaux, correspondait à la troisième mue. Nous constatâmes, en effet, dans ces organes, des différenciations et des dispositions identiques à celles que nous avons décrites plus haut chez le *Cephalobus ciliatus* et chez le *Rhabditis Caussaneli*, au sortir de leur troisième mue.

Chez l'Angiostome, comme chez ces deux Rhabditides, la distinction des deux sexes était devenue nettement apparente, à l'issue de cette mue. Sur les femelles, cette distinction se manifestait surtout dans le rudiment vulvo-vaginal, formant, vers la région médiane du corps, une tache blanchâtre, coupée en deux par une fente claire, hyaline (fig. 12 A). Les ovaires, déjà nettement différenciés, avaient la forme d'un boyau étroit, à cheval sur la fente vulvo-vaginale et renflé en massue à ses deux extrémités. Ces renflements renfermaient huit à dix gros noyaux germinatifs. Le rudiment génital mâle se présentait sous un aspect différent (fig. 12 B). Il se composait également d'un boyau aminci en un mince cordon dans sa portion moyenne et fortement épaissi dans les deux tiers formant ses extrémités. L'extrémité antérieure était déjà repliée en arrière. Cette extrémité constituait le rudiment du testicule proprement dit ; les autres parties représentaient le rudiment du réservoir séminal et du canal déférent.

La distinction des deux sexes était encore nettement visible dans

la région caudale de ces larves. Chez les femelles (fig. 11 A), la queue était plus mince et plus effilée que chez les mâles (fig. 11 B). En outre, chez ces derniers, le rectum est enveloppé par un amas de tissu embryonnaire, dans lequel les spicules et leurs dépendances se formeront à la fin du quatrième stade. C'est à la présence de cette masse embryonnaire que la queue des larves mâles doit d'être plus épaisse que celle des larves femelles.

Au cours de cette mue, la bouche subit une profonde modification que nous n'avons pas à décrire ici et qui est un acheminement vers la bouche adulte ; sorte de transition entre la cavité buccale étroite, rhabditiforme, des trois premiers stades et la capsule buccale, large et trapue, de l'Angiostome, au cinquième et dernier stade.

Les faits et les structures que nous venons de décrire chez ces larves, à l'issue de la mue qu'elles ont effectuée sous nos yeux, sont si semblables et si concordants avec ceux que nous connaissons chez les *Cephalobus* et les *Rhabditis*, au même degré de développement, qu'il nous est permis d'affirmer, en toute sécurité, que cette mue correspondait à la troisième de ces autres Nématodes.

La deuxième Limace inoculée fut sacrifiée onze jours après l'inoculation. Nous trouvâmes dans son intestin huit larves d'Angiostomes, dont les tailles variaient depuis 1700 μ jusqu'à 2 600 μ. Il y avait quatre mâles et quatre femelles. Les organes génitaux internes étaient un peu plus développés que chez les précédentes ; mais on ne voyait pas encore trace des organes externes. L'orifice vulvo-vaginal était toujours fermé chez les femelles ; la bursa, ses papilles et les spicules étaient encore totalement absents chez les mâles. Ces larves se trouvaient donc indiscutablement dans leur quatrième stade de développement, un peu plus avancées seulement que celles de la première Limace.

Une troisième Limace, inoculée avec une centaine de larves enkystées, fut immolée quinze jours après inoculation. Son intestin contenait dix larves d'Angiostomes mesurant depuis 2 100 jusqu'à 3 000 μ. Il y avait cinq larves mâles et cinq larves femelles,

toutes encore dans leur quatrième stade de développement. Mais trois d'entre elles, un mâle mesurant 2 700 μ et deux femelles mesurant 3 000 μ, étaient en voie d'effectuer leur quatrième et dernière mue. Chez le mâle, la bursa avec toutes ses papilles se voyait nettement apparente, ses spicules en voie de formation. Chez les deux femelles, l'ancienne cuticule était déjà décollée dans la région caudale, les bouches définitives presque entièrement achevées. Ces faits sont toujours parfaitement concordants avec ceux que nous connaissons chez les *Cephalobus* et les *Rhabditis*, au moment de la quatrième mue.

Tous ces Nématodes sortent de cette dernière mue avec leur organisme au complet, les orifices génitaux ouverts au dehors et les organes externes accessoires entièrement développés. Entrés dans leur cinquième et dernier stade, ils n'ont plus qu'à s'accroître pour atteindre leur maturité sexuelle. Cet accroissement final, non accompagné de mues, peut, comme nous l'avons vu chez les *Rhabditis*, être aussi et même plus considérable que celui des stades à mues. Chez l'Angiostome, dont j'ai mesuré des mâles de 5 200 μ et des femelles de 7 300 μ, il dépasse également l'accroissement des premiers stades, puisque les mâles effectuent leur quatrième mue avec une longueur de 2 700 μ et les femelles avec une longueur de 3 000 μ.

En résumé, nos observations expérimentales ont porté sur les sept espèces suivantes : *Cephalobus ciliatus*, *C. concavus* et *C. truncatus*, *Rhabditis pellio* et *R. Caussaneli*, *Leptodera appendiculata* et *Angiostoma limacis*, avec des résultats parfaitement concordants. Nous pouvons y ajouter une huitième, le *Tylenchus devastatrix*, à propos de laquelle, ainsi que nous l'avons dit plus haut, nous étions déjà arrivé à des résultats semblables dans un travail antérieur. Ces huit espèces appartiennent à cinq genres différents et vivent dans des conditions d'existence bien diverses ; les unes complètement libres, les autres en partie libres et en partie parasites, une enfin complètement parasite.

Chez toutes, nous avons trouvé l'existence divisée en cinq stades, séparés les uns des autres par quatre mues. Les quatre premiers stades sont larvaires, le cinquième et dernier appartient à l'âge adulte de l'animal.

Chacune des mues représente un renouvellement total du tégument avec rejet de l'ancien. Au moment où ces exuviations se produisent, les animaux tombent dans un état de léthargie, dont la durée varie considérablement d'une espèce à l'autre. Cette durée, en effet, est en relation avec la rapidité d'évolution biologique des espèces. Ainsi, chez les *Rhabditis* étudiés, dont la période de vie larvaire oscille entre deux à quatre jours, suivant les températures, l'état léthargique ne dépasse pas deux à trois heures; tandis que chez le *Cephalobus ciliatus*, il se prolonge pendant deux à trois jours, la vie larvaire de ce Nématode durant de trente-cinq à quarante jours et plus.

Les mues correspondent toujours à des états de développement parfaitement identiques pour chacune d'elles. De l'examen des organes et plus particulièrement des organes génitaux, on peut conclure avec sûreté du stade dans lequel se trouve l'animal étudié, et, par conséquent, du nombre de mues effectuées et de celles à venir. Au premier stade, le rudiment génital a, en effet, la forme d'un haricot, avec au centre un ou deux gros noyaux germinatifs, flanqués à chaque extrémité d'un petit noyau somatique, le tout renfermé dans une mince membrane anhyste. Pendant le second stade, l'organe s'allonge un peu, les noyaux germinatifs se multiplient au nombre de trois ou quatre et quelquefois commencent à s'entourer d'une couche de vitellus. Les petits noyaux somatiques se sont également multipliés, en se répartissant sur les côtés et président ainsi au développement de la membrane enveloppante générale. Deux d'entre eux demeurent toujours, un à chaque extrémité. Au troisième stade, le rudiment génital s'allonge en forme de boyau cylindrique. Il se compose alors au moins d'une dizaine de gros noyaux germinatifs et d'un amas de petites cellules somatiques, situées à

son centre ou à son extrémité postérieure, suivant qu'il doit devenir double ou simple. Enfin, pendant le quatrième stade, l'ébauche génitale prend un développement suffisant pour qu'il soit possible de distinguer, sur le vivant, les mâles des femelles. Chez celles-ci, une fente vulvo-vaginale rudimentaire, fermée au dehors, est nettement apparente ; les ovaires et l'utérus se sont différenciés. Chez le mâle, le testicule s'est allongé en arrière et son canal déférent, en voie de formation, va bientôt rejoindre le rectum et s'y souder. C'est seulement pendant la quatrième et dernière mue, et, par conséquent, au début du cinquième stade, que tous ces organes complètent leur développement. Chez les femelles, l'orifice vulvo-vaginal s'ouvre au dehors, l'utérus et les ovaires prennent leur conformation définitive. Chez les mâles, la bursa, les papilles et les spicules apparaissent et se forment de toute pièce : le testicule et ses dépendances achèvent leur développement.

Ainsi que nous l'avons dit dans la partie historique, Schneider[1], qui ne connaissait que deux mues, divisait l'existence des Nématodes en trois stades et prétendait que chaque mue était accompagnée d'une métamorphose. Pour lui, les animaux du premier stade étaient des embryons ; ceux du second, des larves, et ceux du troisième, des adultes.

L'inexactitude de cette nomenclature ressort déjà du fait que deux mues avaient échappé au savant allemand. En outre, nous ne comprenons pas que les animaux du premier stade puissent être considérés comme des embryons. Ce sont des larves au même titre que ceux des deuxième, troisième et quatrième stades. Comme eux, ils vivent librement, empruntant leurs aliments au milieu extérieur, se mouvant et se déplaçant suivant les nécessités de cette existence libre. Les véritables embryons sont dans l'œuf avant l'éclosion, après laquelle nous n'avons plus que des larves, à des degrés divers de développement, suivant le stade auquel elles sont arri-

[1] *Monographie der Nematoden*, 1866, p. 292.

vées. Il n'y a donc dans la vie libre des Nématodes, que deux états distincts, l'état larvaire subdivisé en quatre stades et l'état adulte avec un seul stade.

Quant à la métamorphose, que Schneider affirme exister après chaque mue, il y a encore là, nous semble-t-il, une erreur de mots. L'évolution des Nématodes se fait par un développement continu, ralenti seulement pendant quelque temps au moment des mues. Les organes, d'abord rudimentaires et incomplets, s'accroissent graduellement et régulièrement d'un stade à l'autre, sans qu'aucune transformation, aucune métamorphose se produise. La mue elle-même est un simple changement de peau, n'affectant en rien d'essentiel les organes de l'animal. Il n'y a donc là rien de ce qui caractérise une métamorphose.

On pourrait cependant objecter que, chez les Nématodes à existence mi-partie libre et mi-partie parasite, les deux dernières mues sont accompagnées de transformations dans la bouche, qui, de rhabditiforme, passe à la forme typique de l'espèce. On pourrait être tenté d'interpréter ces transformations comme une métamorphose. Nous pensons que ce serait en exagérer l'importance, et que cette modification des parties buccales n'a pas de valeur morphologique plus grande que la succession d'une première et d'une seconde dentition chez certains Mammifères. Chez ces Nématodes, elle est le résultat d'une adaptation biologique spéciale à des milieux d'existence différents. Chez les Nématodes libres, qui sont aussi sinon plus nombreux que les parasites, il ne se produit pas de transformations semblables.

Dans les pages consacrées au *Rhabditis Caussaneli*, nous avons insisté tout particulièrement afin de bien démontrer que, chez cette espèce, l'accroissement et la mue étaient deux phénomènes indépendants l'un de l'autre. Cette indépendance est manifeste pendant toute la durée des stades larvaires ; mais elle est encore mieux démontrée par l'énorme accroissement du cinquième stade. Ce dernier accroissement, qui, suivant les espèces, peut atteindre au double et même

au triple[1] de la longueur larvaire, s'effectue sans aucune mue. Schneider, dans sa monographie[2] si riche en excellentes observations, avait déjà signalé ce dernier fait. Il en concluait, avec juste raison, que la cuticule des Nématodes, bien que de nature chitineuse, n'était pas une sécrétion morte et complètement séparée de la couche sous-cuticulaire, comme le sont les productions chitineuses des Arthropodes. Bien au contraire, elle demeure constamment molle, élastique et vivante. Pendant toute la vie, elle reste en rapports intimes avec les tissus sous-jacents se modelant sur eux et s'accroissant avec eux. Elle représente donc toujours également un tissu vivant capable d'échanges nutritifs, comme les autres appareils et les autres tissus du corps.

Elle ne doit d'ailleurs être qu'à demi chitinisée, ainsi que le démontre son peu de résistance à la macération. En effet, lorsqu'on conserve dans une goutte d'eau des dépouilles exuviales, elles s'y dissolvent et disparaissent totalement en moins de vingt-quatre heures. Mais, dans certain cas, que nous étudierons dans le chapitre suivant, elle peut acquérir toutes les qualités de résistance et de conservation des véritables substances chitineuses. Ce cas est celui de l'enkystement, dont l'enveloppe kystique n'est qu'une dépouille exuviale modifiée et si fortement chitinisée, qu'elle peut séjourner dans l'eau pendant des mois sans s'altérer.

Le type d'existence, divisé en cinq stades par quatre mues, tel que nous l'avons caractérisé et décrit dans les pages précédentes, est-il absolument universel chez les Nématodes? Si nous nous en rapportions aux lois de l'analogie, nous pourrions répondre affirmativement. Mais, en biologie, l'analogie est un guide souvent trompeur.

[1] Looss a vu l'*Anchylostomum duodenale* effectuer sa quatrième et dernière mue avec des longueurs de 1mm,9 (mâle) à 2 millimètres (femelle) et cependant ce Nématode, arrivé à sa grandeur définitive, mesure 10 millimètres (♂) et 13 millimètres (♀). Il y a donc là un dernier accroissement sans mues qui dépasse de quatre à cinq fois celui de la période à exuviations (*Centralblatt für Bakteriologie*, t. XXI, 1897, p. 925).

[2] *Loc. cit.*, p. 215.

Les processus vitaux, résultant d'adaptations multiples et variables aux lois physico-mécaniques générales qui dominent la matière vivante, sont sujets à de nombreuses exceptions. En ce domaine, l'expérience et l'observation seules permettent de généraliser avec sûreté.

Toutefois, les faits connus actuellement nous autorisent à affirmer une généralité assez étendue. En effet, en outre de ceux que nous avons fait connaître, on peut encore s'appuyer sur quelques-unes des observations de Leuckart, qui a constaté trois mues chez l'*Ascaris mystax*, quatre à cinq chez le *Dochmius trigonocephalus*, trois chez le *Cucullanus elegans* et plusieurs chez l'*Ascaris nigrovenosa*. Il est permis de considérer ces observations comme incomplètes et, en les interprétant, de les rattacher aux nôtres. Elles tendent sans difficulté à démontrer la grande extension que notre cadre de stades et de mues paraît avoir dans la classe des Nématodes. Les observations de Looss sur l'*Anchylostomum duodenale*, dont les quatre mues, ainsi que nous l'avons dit dans la partie historique, ont été très exactement constatées, sont encore plus concluantes.

Ces mues d'évolution, telles que nous les avons définies par opposition aux mues saisonnières, appartiennent bien exclusivement aux Arthropodes et aux Némathelminthes qui, groupés ensemble, constituent la série des Chitinophores de M. Perrier [1]. C'est un caractère important à ajouter à ceux dont le savant professeur du Muséum s'est servi pour rapprocher et réunir ensemble ces groupes zoologiques que la plupart des auteurs classent, au contraire, fort loin les uns des autres. Bütschli, dès 1876 [2], s'était déjà servi de ce caractère pour rapprocher entre eux les Arthropodes et les Nématodes.

Maintenant que nous connaissons exactement la succession et le nombre des mues des Nématodes, un autre rapprochement vient encore s'offrir à l'esprit. On sait, en effet, que la plupart des Lépidoptères hétérocères muent également quatre fois pendant leur

[1] Ed. Perrier, *Traité de zoologie*, 1897, p. 1345.

[2] *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, t. XXVI, 1876, p. 407-411.

accroissement. Ces quatre mues, il est vrai, sont suivies de deux autres mues finales, qui accompagnent la transformation de l'animal en nymphe et en Insecte parfait. Chez ces Insectes, le nombre des mues est donc de six. Mais ces deux dernières mues sont des mues de métamorphoses et n'ont plus aucun rapport avec l'accroissement. Nous ne voudrions pas exagérer l'importance de ce rapprochement et y voir l'indice d'une parenté entre les Lépidoptères et les Nématodes. Mais il n'en est pas moins curieux de constater une similitude si parfaite dans ces phénomènes de morphogenèse. Lorsque la mue sera mieux connue chez tous les Arthropodes, elle permettra peut-être d'entrevoir des affinités moins douteuses et plus précises.

On a prétendu que des mues semblables se retrouvaient chez les Hirudinées et les Rotifères. Je ne possède aucun renseignement personnel sur les Hirudinées ; mais, par contre, je puis affirmer que les Rotifères ne muent jamais. Il y a quelques années, j'ai eu l'occasion de faire de nombreuses et longues cultures de l'*Hydatina senta*, d'*Adineta vaga*, de *Taphrocampa Saundersiæ*, de *Cycloglena lupus* et d'un *Notommata* indéterminé. C'est par centaines que j'ai suivi jour par jour des individus de ces espèces, depuis leur sortie de l'œuf jusqu'à leur mort naturelle. Jamais je n'en ai vu un effectuer une mue.

ENKYSTEMENT.

Sous les termes de *kyste* et d'*enkystement*, on confond, dans la biologie des Nématodes, deux productions et deux phénomènes très différents.

D'une part, nous avons les capsules dans lesquelles certaines espèces parasites (*Ollulanus*, *Spiroptera*, *Sclerostomum*, *Trichina*, etc.) s'enferment en s'enroulant en spirale, pour y attendre, dans une vie latente, un changement de milieu et d'hôte, qui leur permettra de continuer et d'achever leur évolution. Ces capsules sont des productions anormales, dérivant le plus souvent, sinon toujours, du tissu conjonctif de l'hôte, qui sert momentanément d'habitat au parasite.

Elles sont le résultat de l'irritation causée dans le tissu par la présence de ce dernier. L'organisme envahi se protège et se défend contre l'envahisseur, en l'enveloppant d'une coque résistante et solide, destinée à l'immobiliser et lui servir de prison. Cette coque est donc par sa nature et son origine absolument étrangère au Nématode parasite, exactement comme la galle végétale l'est au Cynips. A ces productions et à ces phénomènes, d'ordre pour ainsi dire pathologique, nous proposerions de réserver les dénominations de *capsule* et d'*encapsulement*, qui sont souvent employés comme synonymes de kyste et d'enkystement.

D'un autre côté, on a plusieurs fois signalé, sans cependant en faire une étude complète, de véritables phénomènes d'enkystement chez certains Nématodes libres et, plus particulièrement, chez les *Rhabditis*. Ces kystes, comme les capsules kystoïdes, sont également destinés à permettre aux animaux, qui les produisent, de vivre à leur abri d'une vie latente prolongée. Mais ils diffèrent essentiellement des capsules par leur nature et par leur origine. Ils sont, en effet, des produits propres et directs de l'activité biologique des êtres qui s'enferment sous leur abri. Comme les kystes des Infusoires, ils sont essentiellement composés d'enveloppes chitineuses, sécrétées par la surface du corps. Il nous a donc semblé logique de leur réserver spécialement la dénomination de *kystes*. C'est à décrire leur structure et les conditions de leur production, que nous allons consacrer les pages suivantes.

L'enkystement des Nématodes, tel que nous venons de le définir, a été, ainsi que nous l'avons déjà dit, observé plusieurs fois, mais d'une façon insuffisante et avec des interprétations inexactes.

Perez[1] a dessiné très exactement les larves enkystées de son Anguillule terrestre (*Rhabditis teres*). Voyant ces larves se mouvoir librement à l'intérieur de leur enveloppe kystique, puis s'en débarrasser et l'abandonner lorsqu'elles étaient placées dans de nouvelles

[1] *Annales des sciences naturelles : Zoologie,* t. VI, 1866, p. 174, pl. V, fig. 3, 4, 5.

conditions d'existence, il a cru avoir observé une simple mue et, comme il n'en connaissait pas d'autres, il en a conclu que ces animaux ne muaient qu'une fois. Que Perez a bien eu sous les yeux des larves enkystées et non des mues, cela ne fait pas de doute, quand on lit sa description. L'épaisseur de la dépouille, la durée du phénomène, les mouvements de va-et-vient des larves à l'intérieur du tube kystique, la résistance de ce dernier à la décomposition, la taille toujours identique des larves, tous ces faits appartiennent à l'enkystement et non aux mues simples et normales.

Schneider, également, a constaté l'enkystement des *Rhabditis* et, dans son grand ouvrage [1], il revient à plusieurs reprises sur ce phénomène. Plus heureux que Perez dans ses interprétations, il ne se méprend pas sur la véritable nature de ces productions kystiques et sur leur rôle dans la biologie de ces Nématodes. Il ne lui a manqué que la connaissance plus complète de la série des mues et de la place de l'enkystement dans ce cadre d'évolution, pour tracer un tableau parfait de ce phénomène.

Le savant allemand avait également bien entrevu les conditions déterminantes de l'enkystement. Il considérait ce dernier comme une simple modification de la première des deux mues normales qu'il connaissait. Ceci nous permet de conclure que, des deux mues de Schneider, la première correspond à la deuxième, la seconde à la quatrième de notre cadre d'exuviation : la première et la troisième lui avaient échappé.

Claus [2] a décrit et figuré très exactement les larves enkystées du *Leptodera appendiculata*. Ces larves, que nous avons également observées, sont minces, filiformes et doivent être distinguées des grosses larves à longs appendices caudaux, que l'on trouve dans les Limaces. D'après le savant allemand, les larves enkystées ne sont plus aptes à vivre en liberté, et, pour continuer leur évolution, il leur faut pé-

[1] *Monographie der Nematoden*, 1866, p. 150, 293 et 302.

[2] *Beobachtungen ueber die Organisation und Fortpflanzung von* Leptodera appendiculata, 1869, p. 18, 19.

nétrer dans le corps des Limaces, où elles se transforment dans les grosses larves dont nous venons de parler.

Oerley [1], à son tour, signale l'enkystement des *Rhabditis*. A l'instar de Schneider, dont il a, d'ailleurs, adopté le cadre d'exuviation, il le considère comme une substitution à la première mue. Il ajoute peu de chose à ce que nous en a fait connaître le savant allemand.

Nous pourrions encore ajouter ici quelques enkystements observés chez certaines espèces parasites. Mais nous y reviendrons plus tard, lorsque, après avoir bien étudié le phénomène, nous essayerons de faire voir son extension dans la classe des Nématodes. Nous allons donc procéder à l'exposé de nos observations personnelles.

Lorsque, avec un faible grossissement, on examine des *Rhabditis* pris en bloc, sans choix d'âge, dans une culture et placés dans une goutte d'eau découverte, on distingue sans peine les larves enkystées à leur aspect particulier et à leur manière de se comporter. Au lieu de circuler et de s'agiter vivement dans tous les sens et dans un fourmillement confus comme le font les autres individus, celles-ci, au contraire, tendent constamment vers le bord de la goutte d'eau et, quand elles l'ont atteint, ne s'en écartent plus. Là, on les voit tantôt immobiles, tantôt, au contraire, s'agiter vivement et faire des efforts pour franchir le bord de la goutte, en sortir et s'éloigner. Lorsqu'elles sont peu nombreuses et isolées, l'attraction moléculaire de l'eau offre un obstacle insurmontable à leurs efforts et elles ne réussissent pas à forcer la paroi de leur prison liquide. Mais lorsqu'elles sont en nombre suffisant et massées en groupes compacts, leur effort commun portant sur un même point, elles parviennent à sortir des limites de la goutte d'eau et se mettent en marche, en serpentant sur le porte-objet, tassées et accolées les unes contre les autres. Cette tendance à s'écarter et à s'éloigner est le résultat de l'instinct migrateur qui leur est particulier, et sur lequel nous aurons à revenir.

[1] *Die Rhabditiden*, etc., 1886, p. 53 et 59.

Quant à leur aspect, il est, proportionnellement à leur taille, beaucoup plus grêle et plus effilé que celui des autres individus. Elles ressemblent ainsi à de véritables Filaires. En outre, toute la région intestinale de leur corps est d'une opacité si compacte, qu'elles apparaissent, à la lumière transmise, absolument noirâtres, et, lorsqu'on en a un peu l'habitude, c'est surtout par cette opacité qu'on les démêle au milieu des autres. Nous verrons plus loin à quoi est due cette opacité.

On peut encore les reconnaître à un autre indice moins apparent, mais tout aussi caractéristique. En effet, lorsque, dans leur reptation, elles ondulent en serpentant, on aperçoit dans le creux des courbures une membrane mince, détachée du corps, qui se plisse et borde la courbure en festons élégants. Ces festons représentent le profil des plissements que subit la membrane élastique du kyste sous l'influence des courbures du corps.

Les auteurs (Perez, Schneider, Oerley) ont décrit et figuré les larves enkystées, comme rétractées de toutes parts, aussi bien en épaisseur qu'en longueur, à l'intérieur de leurs kystes. Ces larves auraient ainsi une certaine latitude de déplacement latéral et longitudinal en dedans de leur prison kystique. Cette description est exacte, mais, comme nous le verrons plus loin, elle ne représente qu'un état momentané et transitoire de l'enkystement et ne répond nullement à son état définitif.

A l'aide des caractères que nous venons d'énumérer, il sera toujours facile de distinguer les larves enkystées d'une culture, même lorsqu'elles y sont en petit nombre. Il n'est guère, d'ailleurs, de culture de *Rhabditis*, si bien organisée soit-elle, dans laquelle on ne rencontre quelques-unes de ces larves plus ou moins isolées et rares. La pénurie et l'épuisement des aliments étant la cause déterminante de l'enkystement, il faut admettre que, même dans les cultures abondamment pourvues, il se trouve presque toujours des individus placés défavorablement et qui ont été entraînés à l'enkystement. Mais dans une culture nombreuse en individus, si l'on désire un

enkystement en masse, il suffit de supprimer les aliments et d'affamer les animaux pour voir s'enkyster tous ceux d'entre eux qui se trouvent à un certain stade de développement que nous préciserons plus loin.

Avec la plupart des *Rhabditis*, on peut même obtenir des cultures de larves enkystées absolument pures, en utilisant une singulière particularité de la biologie de ces Nématodes. Tous ces *Rhabditis* sont ovipares. Ils possèdent des utérus assez grands, dans lesquels les œufs séjournent quelque temps avant d'être pondus et s'emmagasinent souvent au nombre de quarante à soixante. Ces œufs, arrivant successivement dans l'utérus, y continuent leur évolution embryogénique, et par conséquent sont pondus à un degré de développement déjà avancé. Telle est la marche des choses dans les conditions normales, avec des animaux bien nourris. Mais si l'on prend ces femelles aux utérus bourrés d'œufs, qu'on les isole dans une goutte d'eau pure en les privant ainsi de nourriture, on assistera à un spectacle tout autre. Les femelles continuent tout d'abord à pondre leurs œufs comme avant. Mais, bientôt affaiblies par le jeûne, elles n'ont plus la force de les expulser au dehors. Ces œufs poursuivent donc et achèvent leur évolution dans l'utérus, où ils finissent par éclore. Les jeunes larves, issues de ces éclosions intra-utérines, circulent et s'agitent dans leur prison maternelle. Elles finissent par perforer les parois peu résistantes de l'utérus et se répandent dans la cavité générale du corps. Là, par leur agitation et aussi très probablement par la succion de leur appareil buccal, elles attaquent et désorganisent les tissus délicats des viscères de leur mère. Elles se nourrissent avidement de ces tissus désorganisés. Tout y passe, l'intestin, l'ovaire, l'utérus, les tissus conjonctifs et l'appareil musculaire. Seule la cuticule résiste à leur voracité. Complètement vidée de son contenu vivant, elle persiste sous la forme d'un long boyau transparent, à l'intérieur duquel les larves parricides et cannibales demeurent emprisonnées. Elles s'agitent vivement dans leur prison, s'efforçant d'y trouver une issue ou d'en perforer la paroi. Mais la cuticule résiste

assez longtemps à leurs efforts et ne cède que lorsque, sous l'action de la macération, elle commence à se désorganiser. C'est alors seulement que les larves peuvent s'échapper et se répandre dans le milieu ambiant.

Ces larves, après une période d'abondance aux dépens des viscères maternels, sont donc tombées dans une disette absolue. A maintes reprises, nous avons constaté que, presque toujours, cette disette surprenait les larves dans le stade de leur développement où elles sont aptes à l'enkystement, et que, par conséquent, les éclosions intra-utérines obtenues en affamant les mères, aboutissaient nécessairement à la production de larves enkystées. Autrement dit, les larves écloses dans l'utérus ne trouvent pas dans les viscères de leur mère une quantité d'aliments suffisants pour leur permettre de dépasser le stade d'enkystement. Cette constatation permet donc de se procurer des larves enkystées à coup sûr et en aussi grand nombre qu'on le désirera.

D'ailleurs, cette tendance à la production d'éclosions intra-utérines et par suite de larves enkystées, est très développée chez tous les *Rhabditis* à pontes rapides et nombreuses. En effet, même dans les cultures les plus soignées et les mieux pourvues, il est souvent assez difficile de conduire ces Nématodes jusqu'à la vieillesse et de les voir s'éteindre de mort naturelle par épuisement sénile. Presque toujours, après avoir pondu des œufs pendant plusieurs jours, ces pontes normales sont arrêtées par des éclosions intra-utérines et les mères finissent leur existence dévorées par leurs filles.

Il est assez probable qu'à l'état libre dans la nature, c'est surtout par ce procédé que se développent les larves enkystées qui perpétuent et disséminent ces espèces. Quand la nourriture vient à manquer à une colonie, toutes les larves très jeunes et tous les individus développés au delà du stade susceptible d'enkystement périssent. Les jeunes éclos dans l'utérus des mères affaiblies s'enkystent et peuvent ainsi attendre, pendant de longs mois, le retour des circonstances favorables à leur développement.

Nous ne voulons pas dire pour cela qu'il ne se formera pas de larves enkystées parmi les jeunes éclos librement au dehors. Bien loin de là, puisque, dans nos expériences personnelles, nous en avons souvent obtenu ainsi. Nous prétendons simplement que les jeunes éclos au dehors doivent plus rarement se rencontrer dans les conditions propres à déterminer et à assurer leur enkystement. Il y faut, en effet, un concours de circonstances (âge déterminé, manque absolu de nourriture) qui ne se réalisera qu'assez rarement, tandis que, pour les éclos intra-utérins, ces circonstances arrivent pour ainsi dire nécessairement.

En résumé, la cause déterminante de l'enkystement, la seule réelle, est la disette d'aliments. Schneider[1] affirme qu'une lente dessiccation peut également produire un effet semblable sur les Nématodes. Nous ne sommes pas de cet avis. L'enkystement, comme nous le verrons plus loin, exige un temps assez long pour s'effectuer. La dessiccation, si lente qu'elle soit, venant à saisir les larves au moment où elles y sont aptes, ne pourra que leur donner la mort. D'ailleurs, les larves enkystées elles-mêmes sont loin de toujours bien supporter la dessiccation, et quand elles y résistent, elles le font sous l'influence de conditions que nous ignorons totalement. C'est un point sur lequel nous reviendrons plus tard.

Comme nous l'avons dit à plusieurs reprises, les Nématodes ne sont aptes à l'enkystement que pendant une période fixe et limitée de leur existence. Nous allons faire connaître les expériences et les observations qui nous ont conduit à cette conclusion.

Le 14 janvier une culture de *Rhabditis Caussaneli* fut organisée avec de jeunes larves mises à éclore dans une goutte d'eau pure, afin qu'elles soient toutes à un même degré de développement. La nourriture, déposée dans cette goutte d'eau, fut proportionnée de façon à ce que la préparation reste bien claire et qu'on y puisse suivre sans difficulté tout ce qui s'y passerait. Le 16, au matin, toutes les larves

[1] *Monographie*, etc., p. 294.

effectuèrent leur première mue. Le 17, dans la matinée, on ne remarqua rien de nouveau, si ce n'est que la nourriture commençait à se faire rare. Le soir, elle était complètement épuisée. Les animaux s'agitaient vivement, circulant dans tous les sens à la recherche d'aliments. Ils mesuraient de 800 à 850 μ, avec un diamètre de 32 à 34 μ, et paraissaient plus minces et plus effilés que les larves de même âge bien nourries et en voie d'accroissement. Le tractus intestinal avait un aspect noirâtre opaque, et l'on n'y distinguait plus de cavité interne, comme si les parois s'étaient rapprochées et affaissées sur elles-mêmes. Tout l'intestin était évidemment dans un état de vacuité complète. Aucune autre modification notable ne se laissait apercevoir dans tout l'organisme.

Le 18 et le 19, aucun changement appréciable ne fut constaté. Les larves conservèrent le même aspect que la veille ; mais elles devinrent très paresseuses, ne se remuant plus qu'en ondulations lentes et changeantes, sans se déplacer et circuler. Sans doute, pendant ces deux journées, aucun instinct ne les poussait plus à se démener à la recherche d'aliments. Cet instinct devait être aboli à la suite des modifications intimes, préparatoires de l'enkystement. Jusqu'ici aucun indice ne dénota l'existence d'une enveloppe particulière détachée du reste du corps.

Le 20, de bon matin, on commença à rencontrer quelques larves fortement rétractées dans un étui kystique. Cette rétraction se produit graduellement et se manifeste tout d'abord par de petits vides, qui se montrent aux extrémités buccales et caudales entre le corps et la paroi interne du kyste. Ces vides s'accroissent assez rapidement et, la rétraction se faisant sentir aussi bien dans le sens latéral que dans le sens longitudinal, le corps de la larve se trouve complètement libre et détaché du kyste dans toute son étendue (fig. 17 et 18). On peut dès lors voir l'animal s'agiter dans cette prison, s'avançant tantôt vers l'extrémité antérieure, tantôt reculant en arrière et exécutant ces mouvements de va-et-vient au moyen d'ondulations assez accusées. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, cet état a été observé

et figuré par nos prédécesseurs, qui le considéraient comme représentant l'état final et définitif de l'enkystement. Mais il n'en est qu'une phase momentanée et transitoire.

Nous nous en sommes assuré, en isolant quelques-unes de ces larves rétractées et nous pûmes constater que cette contraction, qui a pour but de bien détacher le corps de l'animal de la paroi du kyste, dure seulement de deux à trois heures. Ensuite, les larves se distendent à nouveau et réoccupent toute la cavité de l'étui kystique. Mais on reconnaît désormais aisément qu'elles ont traversé cet état de contraction et que l'enveloppe kystique ne constitue plus qu'un étui libre, non adhérent au corps. En effet, à chaque ondulation de ce dernier, cette enveloppe se plisse et se détache du corps en festons bordant les concavités des ondulations (fig. 27).

Pendant la journée du 20, toutes les larves de la culture passèrent successivement par cet état de rétraction, pour se redistendre ensuite à pleine cavité kystique. Le 21, nous n'en trouvâmes plus une seule rétractée. L'enkystement était complètement achevé sur cette culture.

Pendant toute sa durée, cette culture, qui contenait de deux cents à trois cents larves, fut surveillée avec le plus grand soin. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, la première mue fut constatée. Entre elle et l'enkystement, on ne vit plus de nouvelle exuviation. Nous en conclûmes que l'enkystement correspondait à la seconde mue et la remplaçait. D'ailleurs, la taille des larves enkystées nous conduisait déjà à la même conclusion. Non content de ces preuves, nous mîmes en expérience des larves enkystées, que nous plaçâmes au milieu d'une abondante nourriture, afin de les faire sortir de leurs kystes. Quand elles furent désenkystées, nous les vîmes se nourrir avidement, s'accroître, puis, au bout d'un certain temps, effectuer une mue.

En examinant, au microscope, ces larves, au sortir de cette mue, nous constatâmes que le rudiment génital se présentait avec l'aspect qui lui est particulier à l'entrée du quatrième stade larvaire ; c'est-

à-dire avec la forme d'une tache blanchâtre oblongue, coupée en deux par une fente claire, représentant le rudiment vulvo-vaginal. La mue qui avait conduit à cet état correspondait donc indubitablement à la troisième mue de notre cadre d'exuviation. Afin de nous en assurer d'une façon plus complète, nous continuâmes l'élevage de ces larves désenkystées et nous les vîmes effectuer leur quatrième et dernière mue, dont elles sortirent avec leurs organes génitaux complètement achevés.

Après ces constatations, aucun doute n'était plus possible : l'enkystement se place entre la première et la troisième mue et se substitue à la deuxième. Le kyste est donc incontestablement l'homologue de la deuxième dépouille exuviale. Nous retrouverons d'ailleurs encore des preuves de cette homologie, en étudiant la structure du kyste.

Il résulte de tous ces faits que l'enkystement n'est pas un phénomène particulier, *sui generis;* mais qu'il doit être considéré comme une simple modification et adaptation de la mue.

Cette adaptation est spéciale et propre à la deuxième mue. Maintes fois, nous avons observé des larves des premier, troisième et quatrième stades, placées dans les meilleures conditions pour déterminer l'enkystement, sans jamais leur voir revêtir la livrée kystique. Comme la principale et même l'unique condition consiste dans un grand appauvrissement de la nourriture, les larves de ces stades qui y sont soumises s'amaigrissent fortement, deviennent transparentes et finissent par périr d'inanition. Les larves du deuxième stade, au contraire, placées dans les mêmes conditions de disette, évoluent immédiatement dans le sens de l'enkystement et échappent ainsi à la mort. Seules, elles jouissent de la faculté de s'enkyster.

Chez le *Rhabditis Caussaneli*, la taille des larves enkystées peut osciller entre 600 et 1000 μ. Cette grande variation de longueur des kystes correspond à l'amplitude extrême des différences de longueur par lesquelles ces larves passent pendant le deuxième stade de leur développement. L'enkystement peut donc les saisir à un point quel-

conque de ce deuxième stade, soit tout au début, soit au milieu, soit tout à la fin.

Chez les toutes petites larves enkystées, ce deuxième stade est presque totalement supprimé au point de vue de l'accroissement définitif de l'animal. Nous nous en sommes assuré par l'expérience suivante. Nous avons fait désenkyster, en leur donnant une abondante nourriture, quatre larves, dont deux grandes, mesurant 940 et 970 μ, et deux petites mesurant 580 et 600 μ. Les deux grandes larves, devenues adultes et pondant depuis vingt-quatre heures, atteignirent à une taille de 2 800 μ. Les deux petites, avec le même âge, ne mesuraient que 2 460 et 2 545 μ. L'enkystement ayant, chez ces petites larves, arrêté et supprimé l'accroissement du second stade, cette suppression s'est répercutée et maintenue dans le développement ultérieur de ces individus et s'est traduit par un déficit équivalent dans leur taille finale. Rappelons que nous avons fait une expérience avec résultat identique (p. 583) sur des larves du quatrième stade privées de nourriture pendant tout ce stade. Nous avons là un nouveau rapprochement entre l'enkystement et la mue à joindre à ceux mentionnés plus haut.

Lorsqu'on veut faire désenkyster des larves, il suffit de les sortir de la goutte d'eau pure, dans laquelle on les conserve vivantes et de les transférer dans une autre goutte d'eau mélangée avec de la chair pourrie. Le désenkystement s'effectue plus ou moins rapidement. Par une température de 17 degrés centigrades, nous en avons vu sortir de leur étui après quinze à vingt heures seulement ; d'autres, placées sur la même préparation, ne se désenkyster qu'après cinquante et même soixante heures. La taille ne joue aucun rôle dans ces retards plus ou moins longs ; car tantôt ce sont les petites larves qui se désenkystent les premières, tantôt les plus grandes. Nous n'avons pas réussi à nous rendre compte du procédé par lequel les larves perforent le kyste et s'ouvrent une issue pour en sortir. La seule chose que nous sachions, c'est que cette issue se produit toujours à l'extrémité antérieure et qu'après la sortie de la larve, l'étui

kystique reste largement béant (fig. 25) à cette extrémité. Presque toujours, on remarque à cet orifice une courte invagination de la membrane kystique (fig. 6).

Pour bien étudier la structure du kyste, il faut l'examiner sur une larve pendant la période de rétraction du corps. Avec un fort grossissement, on reconnaît alors qu'il est composé de deux couches (fig. 5), l'une, extérieure, épaisse de deux μ, compacte, homogène; la seconde interne, très mince et très nettement striée transversalement. Au stade indiqué, on distingue très aisément cette double structure, aussi bien dans la région antérieure que dans la région caudale de l'étui kystique, régions qui, à ce moment, sont vides par suite de la rétraction du corps.

Cette observation démontre clairement que, dans la formation du kyste, la couche extérieure seule de la cuticule s'est épaissie. Elle démontre également que la striation transversale de la cuticule appartient uniquement à la couche interne, constatation que nous avions déjà entrevue chez d'autres Nématodes, sans cependant être arrivé à une certitude parfaite.

Sur ces larves rétractées, on constate encore, à la surface du kyste, l'existence de membranes latérales ayant l'aspect (fig. 23 et 10) d'une bandelette très peu saillante. La bouche et l'anus sont marqués par des mamelons chitineux plus ou moins informes, représentant les restes déformés du revêtement chitineux de la cavité buccale et du rectum (fig. 10 et 24). Ces structures sont encore une preuve de l'homologie entre le kyste et la seconde dépouille exuviale.

Les kystes isolés se distinguent aisément des dépouilles cuticulaires de la mue. Celles-ci sont très minces, flasques et, après la sortie de la larve, restent toutes fripées et ratatinées. Il faut avoir assisté directement à une mue, pour savoir reconnaître ensuite la véritable origine de ces dépouilles informes. Le kyste, au contraire, est rigide et élastique. L'épaisseur de sa paroi le rend très apparent et, dans toute son étendue, il conserve la forme cylindrique du corps (fig. 25 et 13). Tronqué à bords nets en avant, il y est largement

béant et, comme nous l'avons déjà signalé, montre presque toujours, à cette ouverture, une zone invaginée comme un doigt de gant. Il a une coloration légèrement brunâtre. Chez l'*Angiostoma limacis*, on le trouve souvent ondulé, ou même enroulé en spirale (fig. 13 et 29). Chose à noter, chez cette espèce, il est toujours largement ouvert à son extrémité antérieure, même lorsqu'il est encore occupé par les larves (fig. 29). On voit celles-ci, dans des mouvements de va-et-vient, sortir en partie du kyste, puis s'y renfoncer entièrement, en reculant vers l'extrémité caudale, comme des Mollusques dans leur coquille.

Le kyste se distingue encore des dépouilles de mue par sa résistance à la macération. Pour s'en assurer, on isola, dans une goutte d'eau pure, dix kystes et dix dépouilles cuticulaires de la quatrième mue. Ces dernières, après trente-six heures de séjour dans l'eau, se désorganisèrent et se décomposèrent sans laisser la moindre trace. Les kystes, au contraire, observés et conservés pendant deux mois entiers, étaient à la fin aussi intacts qu'au début.

Le kyste ne se montre pas chez toutes les espèces d'une façon aussi apparente que nous l'avons décrit jusqu'ici. Nous avons, en effet, observé les larves enkystées du *Rhabditis elegans*, sp. n., chez lesquelles, même avec les plus forts grossissements, il était impossible de reconnaître l'existence d'une enveloppe kystique. Que ces larves étaient bien enkystées, cela se voyait de suite à leur aspect svelte et effilé, ainsi qu'à l'opacité de leur corps, causée par la vacuité de l'intestin. Ces larves, bien que très agiles, demeuraient, quand on ne les inquiétait pas, immobiles et rigides comme des bâtonnets, avec l'extrémité postérieure plus ou moins recourbée.

Sur une préparation, on réunit un certain nombre de ces larves avec d'autres individus de tout âge de la même espèce. Ces animaux furent tués par une chaleur convenable, traités par l'acide acétique à 2 pour 100, puis plongés dans du picro-carmin. Dès le lendemain, les individus ordinaires étaient vivement colorés ; les larves enkystées, au contraire, absolument incolores. Ils furent laissés ainsi pen-

dant cinq jours dans le picro-carmin. Les premiers devinrent absolument opaques par excès de coloration. Les larves enkystées, légèrement teintées en jaune, ne laissaient pas même voir un noyau coloré en rose. Ce fait démontre évidemment l'existence d'une membrane kystique impénétrable au carmin. Mais cette membrane est si fine et si intimement appliquée à la surface du corps (fig. 18 et 19) qu'on ne peut la distinguer dans les conditions ordinaires. Elle ne forme jamais ni replis, ni festons, comme chez les autres espèces.

Les larves du *Rhabditis Schneideri* nous ont paru également s'enfermer dans des kystes fort peu apparents extérieurement. Sur les croquis que nous en avons faits, nous ne voyons aucune indication de plissements et de festons. En outre, dans des notes d'expérience de désenkystement, nous affirmons ne pas avoir retrouvé d'étuis kystiques vides sur les préparations. Il est probable qu'il y a là une erreur et que les kystes très minces ont échappé à notre attention. Malheureusement, à l'époque où nous fîmes ces expériences, nous n'avions pas encore l'esprit éveillé sur ces détails. Nous avons cependant tenu à consigner ici ces observations incomplètes, parce qu'elles pourront être utiles pour interpréter et comprendre des cas douteux d'enkystement.

Les larves, dans les kystes, frappent l'attention surtout par leur aspect tassé et compact. Elles sont notablement plus grêles et plus filiformes que leurs sœurs de même âge. L'intestin, à l'état de vacuité complète, s'est tassé sur lui-même et ne représente plus qu'un cordon cylindrique compact, sans vide et sans lumière centrale. En même temps, ses cellules, bourrées de nombreuses granulations albumino-graisseuses et de corpuscules biréfringents, le rendent tellement opaque, que toute la région intestinale du corps en apparaît profondément noirâtre à la lumière transmise. Ces granulations, chez certaines espèces, existent également jusque dans le tissu conjonctif qui enveloppe l'œsophage et remplit la cavité de la queue et, alors, ces régions deviennent également assez opaques.

On a affirmé que les parois chitineuses de la cavité buccale et les

dents en forme de clapets du gros bulbe œsophagien s'atrophiaient et disparaissaient dans l'enkystement. C'est une erreur. Ces organes existent toujours (fig. 19 et 26); mais beaucoup plus tassés qu'en temps ordinaire et, masqués par les granulations du tissu conjonctif, ils sont simplement un peu plus difficiles à démêler. Les larves enkystées, en résumé, possèdent tous les organes des larves de la fin du second stade et du début du troisième. L'enkystement ne détermine aucune dissolution et destruction d'organe ; mais tasse si bien ceux qui existent, qu'ils en deviennent assez difficiles à reconnaître.

Les larves enkystées sont douées d'une grande résistance vitale, qui leur permet de supporter de longs jeûnes. Remarquons tout d'abord qu'il s'agit ici uniquement de leur résistance vitale à l'état actif, et nullement de celle qu'elles peuvent posséder à l'état de sommeil léthargique, ou de vie latente, lorsqu'elles sont desséchées. Nous nous occuperons plus loin de ce cas particulier.

A l'état de vie active, les larves enkystées peuvent vivre de longs mois sans prendre aucune nourriture ; mais cette faculté n'est pas la même chez toutes les espèces. Nous l'avons étudiée chez cinq à six espèces différentes. C'est avec un *Rhabditis* inédit, très voisin du *Rhabditis aspera* de Bütschli, que nous avons obtenu les résultats les plus nets et les plus complets.

Le 1er juin, une culture nombreuse de larves venant de s'enkyster fut isolée sur lamelle creuse dans une goutte d'eau pure et placée en chambre humide. Pendant les mois de juin, juillet et août, toutes ces larves se conservèrent vigoureuses et bien vivantes. Au 1er septembre, en ayant aperçu quelques-unes de mortes, un lot pris au hasard fut extrait de la préparation et placé dans une goutte d'eau mélangée de chair pourrie ; 92 pour 100 de ces larves se désenkystèrent, se nourrirent de la chair pourrie et devinrent adultes. Les autres, épuisées par leur long jeûne, n'eurent pas la force de se débarrasser de leurs kystes et périrent.

Le 1er octobre, un nouveau lot fut extrait et mis à désenkyster de la même façon ; 76 pour 100 réussirent à évoluer. Les autres, ou

bien étaient déjà mortes, ou bien manquèrent de l'énergie nécessaire pour sortir de leurs kystes.

Le 1[er] novembre, dans un troisième lot traité de la même façon, 32 pour 100 seulement parvinrent à se désenkyster et à évoluer. L'affaiblissement et la mortalité s'étaient très accrus pendant ce mois.

Dans un quatrième lot sorti le 1[er] décembre, 30 pour 100 réussirent encore à se désenkyster et à se développer. Toutes ces larves, pendant ces deux derniers mois, avaient un aspect très émacié et étaient devenues presque transparentes.

Au 1[er] janvier restait un dernier lot composé de 85 individus, arrivés à un degré extrême d'émaciation. Une bonne nourriture de chair pourrie leur fut donnée ; 7 pour 100 seulement se désenkystèrent, s'accrurent et atteignirent l'âge adulte. Les autres périrent dans leurs kystes. Il est évident que les larves de ce dernier lot étaient arrivées à l'extrême limite de leur résistance vitale. La grosse majorité était tellement épuisée, qu'elles ne réussirent pas à sortir de leurs kystes. Celles qui y parvinrent étaient elles-mêmes si affaiblies, que les plus vives mirent six jours, les autres, jusqu'à dix et douze jours, pour se désenkyster ; tandis que les larves des premiers lots le faisaient en un jour ou deux.

En résumé, la résistance vitale des larves n'est pas la même pour toutes et la différence peut aller plus que du simple au double. Toutes ces larves étaient nées ensemble et avaient été réunies côte à côte dans une même goutte d'eau, et cependant, dès la fin du troisième mois, quelques-unes, fort peu nombreuses il est vrai, ont commencé à périr d'inanition. Puis, ensuite, la mortalité s'est accrue progressivement de mois en mois, pour, aux cinquième et sixième, atteindre le chiffre de 70 pour 100 et, au septième, celui de 93 pour 100. Il est fort probable que ces différences tiennent aux quantités différentes de substances de réserve emmagasinées dans leur corps par chacune des larves avant l'enkystement. Quoi qu'il en soit, cette expérience démontre que certaines de ces larves peuvent vivre sept mois pleins

dans l'eau sans aucune nourriture, et cependant conserver une vitalité suffisante pour leur permettre de reprendre ensuite le cours régulier de leur développement, si les circonstances favorables viennent à se réaliser.

Nous avons recueilli des observations analogues, mais moins détaillées, sur les larves enkystées d'un autre *Rhabditis* inédit, voisin par sa forme du *Rhabditis strongyloïdes* de Schneider. Au 1er août, de nombreuses larves récemment enkystées furent isolées dans une goutte d'eau pure. D'un premier lot, sorti le 1er novembre et mis à désenkyster, 60 pour 100 des larves réussirent à se développer. Dans un second lot mis en expérience le 1er décembre, 44 pour 100 seulement se désenkystèrent et atteignirent l'âge adulte. Sur la préparation mère, d'ailleurs, on voyait déjà un certain nombre de larves mortes, se désorganisant à l'intérieur de leurs kystes. Le 1er janvier, un troisième lot de larves fut placé dans les conditions favorables au désenkystement ; 19 pour 100 seulement y réussirent, mais ces larves désenkystées, après avoir commencé à se développer, s'arrêtèrent dans leur accroissement et périrent avant d'avoir atteint leur état adulte. Enfin restait un dernier lot, qui fut mis en expérience le 1er février ; 2 pour 100 seulement des larves se désenkystèrent et, comme celles du lot précédent, ne parvinrent pas à l'âge adulte. Chez cette espèce, la résistance vitale des larves est moindre que chez la précédente. Il semble bien qu'après quatre à cinq mois de jeûne, toutes les larves sans exception avaient perdu tout pouvoir de reprendre le cours de leur développement.

Des larves enkystées du *Rhabditis Caussaneli* furent également placées dans de l'eau pure. Après six mois de ce jeûne, les quatre cinquièmes étaient mortes ; mais, sur 18 de celles que l'on voyait encore s'agiter et qui furent mises à désenkyster, 12 réussirent à évoluer et à achever leur développement. A la fin du septième mois, toutes étaient mortes ou si affaiblies qu'aucune ne fut plus capable de se désenkyster.

Nous avons conservé également vivantes dans l'eau pure des

larves enkystées des *Rhabditis pellio* et *R. Schneideri*, les premières pendant quatre mois et demi, les secondes pendant deux mois. Mais nous ignorions la date d'origine de ces larves.

Des larves enkystées du *Leptodera appendiculata*, mises en observation dans l'eau pure le 25 décembre, commencèrent à dépérir dans les premiers jours de mars. La mortalité s'accrut ensuite de jour en jour et, au 1er mai, sur un total de 400 à 500 larves, une douzaine seulement avait encore conservé un peu de vitalité. Chez cette espèce, la résistance vitale des larves enkystées paraît être totalement épuisée par un jeûne de quatre mois.

Un lot de larves enkystées de l'*Angiostoma limacis*, placé dans de l'eau pure, éprouva une très forte mortalité au bout de trois mois. Quinze jours plus tard, toutes étaient mortes. Cette espèce ne peut donc résister à plus de trois mois à trois mois et demi de jeûne. Cette faible résistance vitale de l'Angiostome s'explique peut-être par le fait, signalé plus haut, de l'ouverture permanente de son kyste à son extrémité antérieure.

En résumé, nous avons constaté des résistances vitales variant entre trois et sept mois. Pour bien faire voir la différence qui existe, à ce point de vue, entre les larves enkystées et les larves ordinaires, nous avons pris des lots de ces dernières provenant des *Rhabditis Caussaneli*, *R. pellio* et du *Rhabditis* inédit voisin de *R. aspera* cité plus haut, et les avons placées à leur tour dans des gouttes d'eau pure, sans aucune nourriture. Elles se trouvaient dans leur premier ou leur troisième stade. Toutes ces larves ont commencé par se fortement émacier et sont mortes après vingt-cinq à trente jours de jeûne. Les jeunes, isolées immédiatement après leur éclosion, ne résistent pas à plus de dix à douze jours de disette.

A plusieurs reprises, nous avons parlé de larves émaciées. Cette émaciation leur donne un aspect tout particulier (fig. 27). Le corps, d'opaque qu'il était, est devenu très transparent. Cette transparence a pour cause la disparition presque complète des granulations albumino-graisseuses qui, au début, encombraient le tissu conjonctif et



surtout les cellules de l'intestin. Ces granulations ont évidemment été consommées, pour satisfaire aux lents échanges nutritifs qui, inévitablement, persistent encore dans la vie enkystée. Celles de ces granulations, qui survivent dans la paroi intestinale, y sont disposées en traînées étroites, dessinant des rectangles et donnant à l'ensemble du tractus intestinal un aspect quadrillé, fin et élégant. On pourrait tout d'abord être tenté de croire que ces rectangles correspondent aux cellules intestinales. Mais ils sont bien trop petits, et leur nombre dépasse de beaucoup celui des noyaux représentant le centre de chaque unité cellulaire. Il est assez difficile de se rendre compte du pourquoi de cette disposition en réseau quadrillé. Dès que ces larves sont désenkystées et recommencent à prendre de la nourriture, le quadrillé ne tarde guère à disparaître.

On sait que certains Nématodes, appartenant plus spécialement aux genres *Plectus*, *Cephalobus*, *Tylenchus* et *Aphelenchus*, peuvent subir une dessiccation complète et prolongée, qui les fait tomber dans une sorte de vie latente, où ils demeurent absolument inertes pendant des mois et des années, sans cependant perdre la vie. Il suffit, en effet, de rehumecter ces animaux desséchés, pour les voir se ranimer en peu de temps. Cette faculté de reviviscence se retrouve-t-elle chez les *Rhabditis?* Les avis des auteurs sont très partagés.

Schneider[1] affirme la reviviscence des *Rhabditis* à l'état de larves enkystées. Il prétend même que, dans les cas de disette, l'assèchement est une cause de salut pour ces animaux, en déterminant les larves à s'enkyster. Elles échappent ainsi à la mort et, à l'abri de leur kyste, peuvent attendre des temps meilleurs. Malheureusement Schneider ne cite aucune expérience à l'appui de ses assertions et, de plus, nous avons vu plus haut que la dessiccation n'était nullement une cause déterminante de l'enkystement.

Leuckart[2] également, sans entrer dans aucun détail, prétend que

[1] *Monographie der Nematoden,* 1866, p. 150 et 302.
[2] *Die Parasiten des Menschen,* 2e édit., 1879, p. 125.

es larves enkystées supportent des dessiccations de longue durée, sans perdre la vie.

Perez [1], s'appuyant sur de nombreuses observations et expériences, refuse toute capacité de reviviscence à l'Anguillule terrestre (*Rhabditis teres*).

Bastian [2] a également expérimenté avec les *Rhabditis* et les a toujours vus succomber après une dessiccation prolongée au delà de quinze minutes.

Oerley [3], enfin, a institué des expériences variées pour vérifier la capacité de résistance à la sécheresse de ces Nématodes. Il ne s'est pas contenté de les assécher dans des gouttes d'eau pure; il les a placés dans de la terre stérilisée, en ayant soin de choisir des animaux appartenant à tous les stades de développement, y compris des larves enkystées. Jamais il n'en a vu se ranimer après une dessiccation complète.

Ainsi donc tous les auteurs, qui jusqu'ici ont étudié méthodiquement et expérimentalement la reviviscence chez les *Rhabditis*, sont arrivés à des résultats négatifs et ont conclu à l'absence complète de cette faculté chez ces Nématodes. Nous-même, après d'assez nombreuses observations et expériences, avions été conduit à la même conclusion.

Nous avions opéré sur les larves enkystées des *Rhabditis teres*, *R. Schneideri*, *R. pellio* et du *Rhabditis* inédit voisin de *R. aspera*. A maintes reprises, nous avions fait dessécher lentement, sur des lamelles creuses, des lots nombreux de ces larves. Des milliers d'individus furent ainsi soumis à la dessiccation. Tantôt l'assèchement s'était fait en eau pure, tantôt au milieu des débris plus ou moins épais de leurs aliments. Jamais, après une heure de dessiccation, nous ne vîmes une seule larve se ranimer.

[1] *Annales des sciences naturelles* : *Zoologie*, t. VI, 1866, p. 170.

[2] *On the Anatomy and Physiology of the Nematoids, parasitic and free. Phil. trans.*, 1866, p. 619.

[3] *Die Rhabditiden, etc.*, 1886, p. 56.

Nous en étions là, lorsque des faits nouveaux vinrent complètement modifier nos idées. Nous avions reçu de l'oasis de Bousaada un échantillon d'une terre grise, réduite en poussière fine. Elle était déjà très sèche lorsqu'elle nous arriva et, quelques semaines plus tard, lorsque nous l'utilisâmes, elle était complètement desséchée. Nous la rehumectâmes et en fîmes un terrarium, en plaçant dessus comme appâts de petits morceaux de chair à moitié pourrie. Quatre jours plus tard, nous trouvâmes, sur ces morceaux de chair, plusieurs adultes et de nombreux jeunes du *Rhabditis dolichura*. Après un mois d'entretien, nous laissâmes redessécher cette terre et la conservâmes à l'état sec pendant huit mois. Nous la rehumectâmes alors dans les mêmes conditions que la première fois et, deux jours plus tard, nous pûmes capturer de nombreux *Rhabditis dolichura* adultes. Enfin, dans un autre terrarium, contenant une terre des environs d'Alger et laissé à un état de dessiccation complète pendant vingt mois, nous avons vu ce même *Rhabditis* reparaître peu de jours après avoir rehumecté ce terrarium. Dans ces trois cas, nous ne nous sommes pas assuré de la forme sous laquelle le *Rhabditis dolichura* se maintenait dans la terre sèche; mais tout nous fait croire que ce devait être à l'état de larve enkystée. Quelle que soit d'ailleurs cette forme, ces observations démontrent incontestablement que cette espèce peut supporter impunément de longues dessiccations.

Nous avons également vu apparaître le *Rhabditis oxyuris* et le *R. monohystera* dans des terrarium constitués avec des terres qui avaient été conservées desséchées, pour le premier, pendant quinze mois, et pour le second, pendant un peu plus de deux ans. Il est fort probable que c'est encore à l'état de larves enkystées que ces espèces s'étaient conservées vivantes dans ces terres sèches.

Pendant que nous avions ces trois espèces en cultures abondantes, il ne nous est malheureusement pas venu à l'idée d'expérimenter sur elles, comme nous l'avions fait avec les quatre espèces qui nous avaient donné des résultats négatifs.

Mais c'est surtout avec le *Rhabditis teres* que nous avons obtenu les

résultats positifs les plus complets. Nous avions reçu de Boghari un échantillon d'humus gras, contenant cette espèce. Nous le disposâmes en terrarium, en déposant dessus une abondante nourriture. Quelques jours plus tard, le *Rhabditis teres* fourmillait par milliers dans cette culture. Puis, lorsque la nourriture fut épuisée, des bandes nomades se mirent en marche, rampant en masses compactes le long des parois du vase contenant le terrarium. Ces bandes, formées de milliers d'individus, étaient composées uniquement de larves enkystées très alertes. Comme elles étaient dans un état de pureté et de propreté parfaites, nous en profitâmes pour faire des expériences de dessiccation.

Un premier lot, composé de plusieurs centaines de larves, fut placé, le 16 mars, dans une goutte d'eau pure, qu'on laissa dessécher immédiatement. Des rehumectations suivies de dessiccations, aussitôt la reviviscence constatée, furent effectuées les 17, 18, 22 mars, 2 avril, 4 mai, 3 juin, 2 juillet et 8 août. Aux quatre premières rehumectations, toutes les larves se ranimèrent après un séjour d'une heure dans l'eau. A la cinquième, la moitié seulement revint à la vie ; à la sixième, un tiers ; à la septième, un quart ; à la huitième et dernière, une larve seule. La faculté de reviviscence de ces larves est très nette ; mais elle s'affaiblit et se perd rapidement après quelques rehumectations.

A la même date, une dizaine d'autres lots de ces larves migratrices furent encore placés dans des gouttes d'eau pure, puis asséchés à l'air libre sur des lamelles creuses et, finalement, conservés au sec pendant six à sept mois. Mais lorsqu'on les rehumecta après ce délai, on ne vit pas une seule larve revenir à la vie.

Un dernier lot de larves desséchées fut formé le 1er mai, avec des raclures recueillies sur les bords du vase du terrarium. Les bandes migratrices avaient, en effet, fini par s'y dessécher et y former des croûtes étendues. Ces raclures, conservées dans un tube de verre, contenaient des milliers de Nématodes. Le 22 octobre, c'est-à-dire cinq mois après leur dessiccation, elles furent rehumectées dans une

goutte d'eau pure. Après une heure de séjour, elles se ranimèrent à peu près toutes.

Ces larves furent alors distribuées sur six lamelles creuses, et desséchées immédiatement à l'air libre. Sur une de ces préparations, rehumectée cinq mois plus tard, on ne vit que quelques larves reprendre vie. L'immense majorité était définitivement morte. Sur les cinq autres, conservées au sec pendant deux ans et deux mois, il ne se produisit aucune reviviscence, lorsqu'on les humecta.

Nous avons donc pu constater une capacité de résistance à la dessiccation très développée chez les larves enkystées du *Rhabditis teres* de cette culture. Mais nous avons dû constater également que, dans certaines conditions, cette capacité s'affaiblissait et se perdait aisément. En outre, d'autres expériences plus nombreuses, faites par nous et par nos prédécesseurs, avaient toutes abouti à des résultats négatifs. Comment expliquer ces contradictions? Faudrait-il y voir simplement une connaissance insuffisante des conditions expérimentales? Cela nous semble un peu douteux, étant donné le nombre des expériences et des expérimentateurs.

Ne serait-il pas plus juste d'en chercher l'explication dans la variabilité de cette faculté, suivant l'origine des individus? Nous savons de science certaine que la reviviscence est une propriété en somme peu répandue dans la classe des Nématodes. Les espèces qui la possèdent d'une façon pour ainsi dire normale en jouissent dans des conditions et à des degrés divers. Ne peut-il en être de même avec d'autres espèces, chez lesquelles certaines races locales seraient douées de cette faculté, tandis que d'autres races en seraient privées? En résumé, la reviviscence n'est qu'une adaptation spéciale à des conditions particulières de l'existence, et, comme toutes les adaptations, doit être sujette à variation.

Les *Rhabditis*, vivant à peu près exclusivement de substances organiques en décomposition, sont, dans les milieux humides où on les rencontre, constamment à la recherche de ces substances. Lorsque, dans leurs courses vagabondes, ils viennent à rencontrer

un amas un peu riche d'aliments, ils s'y arrêtent et s'y multiplient. Cette multiplication est très rapide, de sorte qu'en peu de jours, ils fourmillent par milliers sur leur proie. Tant que celle-ci leur fournit une abondante alimentation, ils ne s'en écartent pas. Mais lorsqu'elle vient à s'épuiser, ils se dispersent dans tous les sens, en marche à la recherche d'un autre dépôt de nourriture.

C'est ici que la signification et le rôle biologique des larves enkystées se dessine nettement. Par suite de la pénurie d'aliments, elles apparaissent bientôt en grand nombre. Très vives et très alertes, elles ont l'instinct migrateur très développé. Elles se mettent donc en marche avec les autres individus, adultes et larves non enkystables. Mais tous ces derniers, pour peu que la disette dure plusieurs jours, ne tardent pas à s'épuiser et finissent par mourir d'inanition. Les larves enkystées, au contraire, avec leur puissante résistance vitale, peuvent poursuivre, pendant des semaines et des mois, leur voyage d'exploration et se disperser ainsi dans toutes les directions. Cette dispersion sera, d'ailleurs, encore aidée par les agents physiques. Dans les époques pluvieuses, elles seront entraînées, sans dommage pour elles, par les eaux qui suintent et roulent à la surface du sol. Dans les époques de sécheresse, celles d'entre elles qui supportent la dessiccation pourront être enlevées par les courants d'air et transportées au loin.

Quelques-unes de ces larves enkystées ont trouvé un moyen de transport plus original. Elles pénètrent à l'intérieur du corps d'autres animaux, dont elles deviennent les locataires inoffensifs, sans rien leur emprunter. Elles peuvent séjourner ainsi longtemps dans leur hôte, sans éprouver ancun changement, l'utilisant seulement comme véhicule de leur dissémination. Mais lorsque cet hôte vient à mourir, par un accident quelconque, elles se désenkystent, se nourrissent aux dépens de son cadavre en décomposition et se multiplient. C'est ainsi que le *Rhabditis pellio* est à peu près introuvable à l'état libre. Dans nos longues recherches, nous ne l'avons rencontré libre qu'une seule fois ; tandis qu'il suffit d'ouvrir et de dilacérer

quelques Vers de terre pour y trouver ses larves enkystées en plus ou moins grand nombre. Elles pullulent également à peu près dans toutes les Limaces des environs d'Alger. Schneider a trouvé celles du *Rhabditis papillosa* sur le *Limax ater*, qui héberge aussi les larves du *Leptodera appendiculata*. C'est également à l'état de larves enkystées vivant dans l'intestin d'un *Arion empiricorum* var. *ater*, que nous avons découvert en Normandie notre *Rhabditis Caussaneli*.

Les Coléoptères coprophages (*Ateuchus*, *Scarabeus*, *Geotrupes*, *Aphodius*, *Tomicus*, etc.) ont été signalés à plusieurs reprises par Leuckart, Linstow, Moniez et d'autres auteurs, comme servant d'abri et de supports à de jeunes Nématodes non adultes. Les larves se logeraient soit dans la cavité générale, soit sous les élytres de leurs hôtes. Ces Insectes sont, en effet, une véritable mine inépuisable de Rhabditides à l'état de larves enkystées. Souvent, c'est par centaines qu'on les y trouve. Nous l'avons vérifié à maintes reprises et y avons déjà découvert plusieurs espèces inédites de *Rhabditis* et de *Diplogaster*, que nous n'avons pas encore rencontrées ailleurs. Ces Nématodes se font ainsi convoyer par les Coléoptères, qui, dans leur vol, les transportent et les disséminent sur de vastes étendues.

Le *Rhabditis Janeti*, à l'état de larve enkystée, a choisi un hôte et un lieu d'hospitalisation plus singuliers. Il s'est logé dans les acini des glandes pharyngiennes des Fourmis. Bien que nous n'ayons pas eu l'occasion de l'étudier par nous-même, c'est ainsi que nous interprétons l'intéressante découverte de Janet [1]. Pour nous, toutes ces larves, arrivées et arrêtées à une même taille et à un même degré de développement, ne peuvent être que des larves enkystées. La description anatomique plus détaillée que nous en a donnée de Man [2] me confirme encore dans cette interprétation. Les différences que le savant hollandais signale entre ces larves et celles qu'il a vu éclore s'expliquent tout naturellement par l'état enkysté des premières : enkystement fort bien représenté d'ailleurs dans ses figures 1, 2

[1] *Mémoires de la Société zoologique de France*, t. VII, 1894, p. 45-62.
[2] *Ibid.*, p. 363-371, pl. V.

et 3, surtout la figure 2, où l'absence d'orifice buccal est évidente. Il n'y a donc là rien qui nous donne le droit de conclure que, « dans le développement du *Rhabditis Janeti*, des générations d'organisation différente se succèdent alternativement ».

Ce sont évidemment encore des larves enkystées de *Rhabditis* que Moniez [1] et Leuckart [2] ont décrites, s'attachant au corps et aux membres de Coléoptères et d'Acariens coprophages, pour se faire ainsi transporter d'un lieu en un autre par ces animaux, qui jouissent d'une mobilité beaucoup plus grande que la leur.

Le rôle de ces larves se résume donc nettement dans ces deux points : conservation de l'espèce dans les moments de famine ; dissémination dans tous les sens et sur de grandes étendues. Peut-être est-ce en grande partie à cette dernière faculté que les *Rhabditis* doivent l'ubiquité de leurs formes spécifiques. Nous avons, en effet, retrouvé dans le nord de l'Afrique à peu près toutes les espèces décrites jusqu'à ce jour en Europe.

Jusqu'ici, l'enkystement n'a été constaté que chez un petit nombre de Nématodes. Schneider, bien qu'il en généralise l'existence chez les *Rhabditis*, n'en cite nominativement qu'une seule espèce, le *R. papillosa*. Oerley le mentionne chez quatre espèces de *Rhabditis : R. pellio*, *R. teres*, *R. aspera*, *R. elongata*, ainsi que chez le *Diplogaster caudata*. Nous-même, nous l'avons observé chez neuf *Rhabditis*, dont deux de ceux d'Oerley; en outre, chez quatre *Diplogaster* inédits, chez le *Leptodera appendiculata* et chez l'*Angiostoma limacis*. Nous pouvons encore ajouter ici quelques observations faites sur des espèces parasites et démontrant, chez ces espèces, l'existence d'un enkystement. Tels sont les faits constatés par Baillet chez le *Sclerostomum equinum*, par Perroncito chez l'*Ankylostoma duodenalis* et par Grassi chez le *Strongyloides intestinalis* [3]. Les observations

[1] *Revue biologique du nord de la France*. 1889-1890, p. 9-10.

[2] *Verhandlungen der deutschen zoologische gesellschaft*, 1891, p. 54-56.

[3] N'ayant pas à notre disposition les travaux originaux de ces observateurs, nous les citons ici d'après le résumé qui en a été donné par Railliet dans son excellent *Traité de zoologie médicale et agricole*, 2e édit., 1895, p. 457, 467 et 559.

de Perroncito ont été très nettement corroborées par celles de Looss[1], qui a fort bien décrit l'enkystement de l'Ankylostome, mais n'a voulu y voir qu'une simple mue. Les larves enkystées de Looss ont pu vivre jusqu'à trois mois dans de l'eau pure. Ces enkystements nous ont paru avoir une valeur morphologique et biologique identique à celle des kystes des *Rhabditis*.

Ces faits bien constatés pourraient faire croire à une extension générale de l'enkystement chez les Nématodes. Mais une pareille généralisation serait prématurée et même erronée. Nos observations personnelles nous permettent d'affirmer que l'enkystement n'existe pas dans le genre *Cephalobus*, si voisin cependant des *Rhabditis*, et doué au suprême degré de la faculté de reviviscence. Nous avons même étudié un *Rhabditis* inédit, à ovaire unique comme chez le *R. monohystera*, et que nous n'avons jamais pu faire enkyster, bien que nous l'ayons placé dans les conditions les plus favorables. L'enkystement, comme tous les phénomènes biologiques, n'est qu'une adaptation et, par conséquent, sujette à de nombreuses variations et exceptions. L'observation répétée sur chaque espèce permettra seule d'en déterminer l'extension.

L'enkystement des Nématodes n'est pas un phénomène isolé dans le monde des animaux. On connaît, en effet, depuis longtemps les kystes, que certains Protozoaires, et plus particulièrement les Infusoires ciliés, sécrètent pour échapper à la famine. Les larves de Trématodes, en pénétrant dans les tissus de leurs hôtes transitoires, s'y enferment dans des coques chitineuses, où, sans prendre aucune nourriture, elles peuvent attendre, même des années, l'hôte définitif à l'intérieur duquel elles achèveront leur développement. Megnin a décrit, chez certains Acariens, un enkystement, qui permet à ces êtres de demeurer inertes pendant des mois et des années. Citons encore l'enkystement de la pseudo-chrysalide des Cantharidiens, dans lequel ces Insectes vésicants, tombés à l'état de vie latente,

[1] *Centralblatt für Bakteriologie*, etc., t. XX, 1896, p. 869, et t. XXI, 1897, p. 914, note.

s'abritent quelquefois jusqu'à deux et trois ans[1]. Ce dernier cas est d'autant plus intéressant pour nous, que l'enkystement des Cantharidiens, comme celui des Nématodes, se produit à la fin du second stade de développement. Sans vouloir rechercher une homologie dans cette coïncidence, il y a là cependant un rapprochement assez curieux entre ces êtres.

Tous ces kystes se ressemblent par leur origine et par leur signification. Tous sont, en effet, des produits de l'activité propre des organismes auxquels ils servent d'abri et tous ont également pour rôle de permettre à ces organismes de traverser impunément de longues périodes de temps dans un sommeil léthargique de vie latente. Ils sont donc tous le résultat d'une adaptation commune de ces êtres pour échapper et survivre à des conditions d'existence défavorables.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XVI.

Fig. 1. Larve de *Cephalobus ciliatus* devenue rigide et immobile au début de la quatrième mue. *gg*, rudiment génital. Gross. 150.

2. Larve de *Cephalobus ciliatus* devenue rigide et immobile au début de la première mue. *g*, rudiment génital. Gross. 335.

3. Larve de *Cephalobus ciliatus* effectuant sa première mue et rétractée à l'intérieur de sa vieille cuticule. Gross. 335.

4. Extrémité antérieure de la même, afin de montrer la métamorphose des appendices péribuccaux. Gross. 1510.

5. Paroi du kyste de *Rhabditis Caussaneli*. *a*, membrane externe ; *b*, membrane interne. Gross. 1460.

6. Extrémité antérieure invaginée du kyste vide de *Rhabditis pellio*. Gr. 335.

7, *a*, *b*. Queues d'un mâle et d'une femelle de *Cephalobus ciliatus*, observées sur le vivant pendant le quatrième stade. Gross. 335.

8. Rudiment génital d'une larve de *Rhabditis Caussaneli* au début du troisième stade, observé sur le vivant. *g*, rudiment génital; *i*, intestin. Gross. 335.

9. Rudiment génital d'une larve de *Rhabditis Caussaneli* au début du quatrième stade, observé sur le vivant. *g*, fente vulvo-vaginale ; *i*, intestin. Gross. 335.

10. Extrémité antérieure du kyste de *Rhabditis Caussaneli*. *m*, membrane latérale. Gross. 1280.

[1] Kunckel d'Herculais, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CXVIII, 1894, p. 360.

PLANCHE XVII.

FIG. 11. A, B. Queues mâle et femelle d'*Angiostoma limacis* au début du quatrième stade. Gross. 335.

12. A, B. Organes génitaux mâle et femelle d'*Angiostoma limacis* au début du quatrième stade. Gross. 335.

13. Kyste vide d'*Angiostoma limacis*. Gross. 150.

14. Organe génital d'une larve de *Rhabditis Caussaneli* pendant le quatrième stade. Gross. 335.

15. Organe génital d'une femelle de *Cephalobus ciliatus* immédiatement au sortir de la quatrième mue. Gross. 335.

16. Rudiment génital d'une larve de *Cephalobus ciliatus* au premier stade. Gross. 1510.

17. Rudiment génital d'une larve de *Rhabditis Caussaneli* venant d'éclore. Gross. 1510.

18. Larve enkystée, sans kyste apparent, du *Rhabditis elegans*. Gross. 150.

19. Extrémité antérieure de la même. Gross. 1510.

20. Rudiment génital d'une larve de *Rhabditis Caussaneli* pendant le deuxième stade. Gross. 1460.

21. Organe génital d'une larve de *Rhabditis Caussaneli* pendant le troisième stade. Gross. 705.

22. Organe génital d'une larve de *Cephalobus ciliatus* tout au début du quatrième stade. *o*, ovaire rudimentaire ; *u*, ébauche de l'utérus ; *v*, ébauche de la vulve et du vagin. Gross. 705.

PLANCHE XVIII.

FIG. 23. Larve enkystée de *Rhabditis Caussaneli* pendant la phase de rétraction. Gross. 210.

24. Extrémité caudale du kyste de *Rhabditis Caussaneli*. *a*, anus et débris du rectum. Gross. 705.

25. Kyste vide du *Rhabditis Caussaneli*. Gross. 150.

26. Larve enkystée du *Rhabditis Marionis* pendant la phase de rétraction, montrant la persistance de la cavité buccale et des dents du bulbe œsophagien. Gross. 335.

27. Larve de *Rhabditis Caussaneli* complètement enkystée, Gross. 210.

28. Larve enkystée de *Rhabditis Caussaneli* fortement émaciée. Gross. 210.

29. Larve enkystée d'*Angiostoma limacis* avec son extrémité buccale saillante hors du kyste. Gross. 150.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

3e SÉRIE. TOME VII

TABLE DES PLANCHES

3e SÉRIE. TOME VII

FIGURES DANS LE TEXTE.

MÉMOIRE DE M. L. BOUTAN SUR L'ASYMÉTRIE DES MOLLUSQUES GASTÉROPODES.

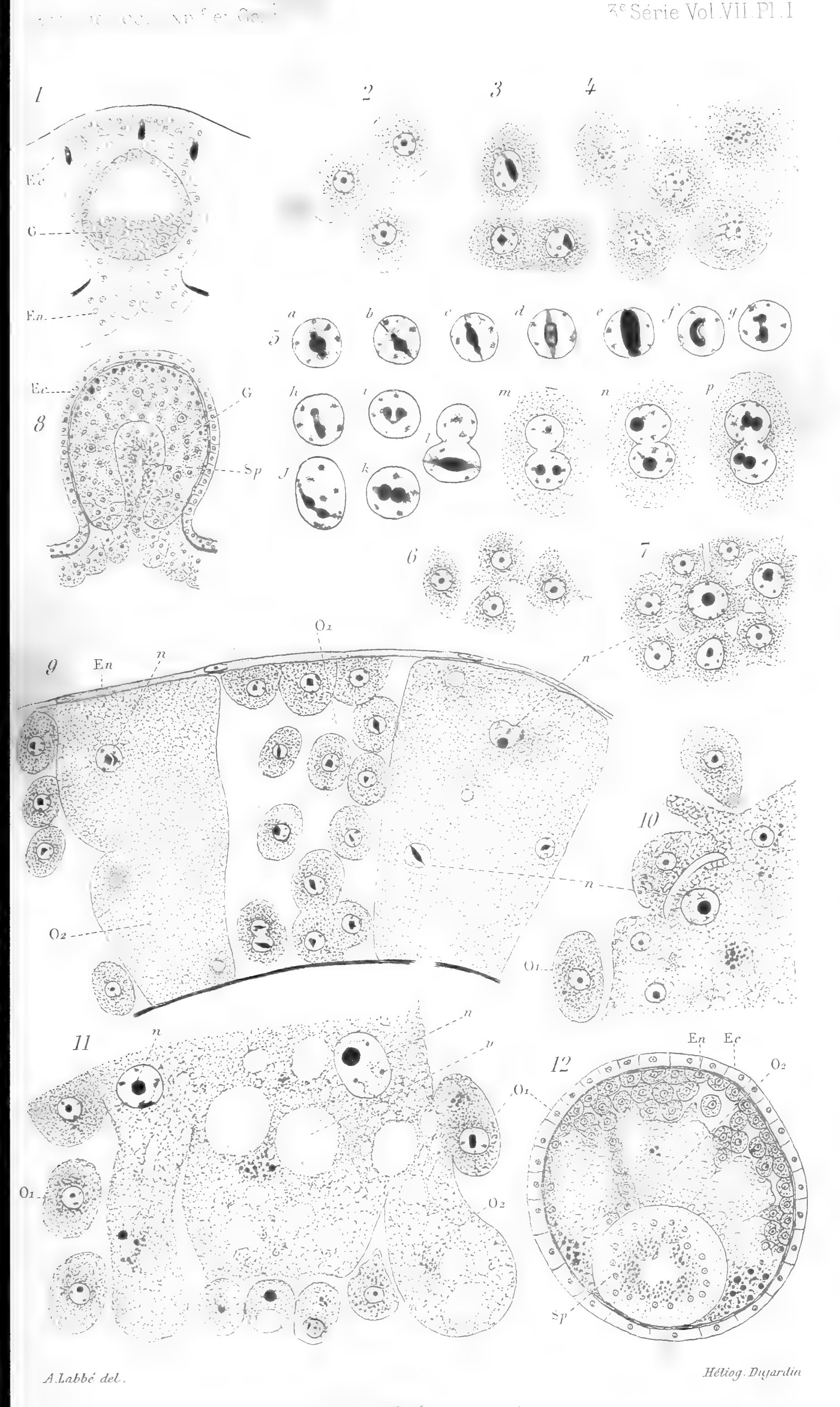
MÉMOIRE DE M. Y. DELAGE SUR LA MÉROGONIE.

MÉMOIRE DE M. TH. BONDOUY SUR LES TUBES PYLORIQUES DES TÉLÉOSTÉENS.

MÉMOIRE DE M. P. VIGNON SUR LA CRITIQUE DE LA THÉORIE VÉSICULAIRE DE LA SÉCRÉTION.

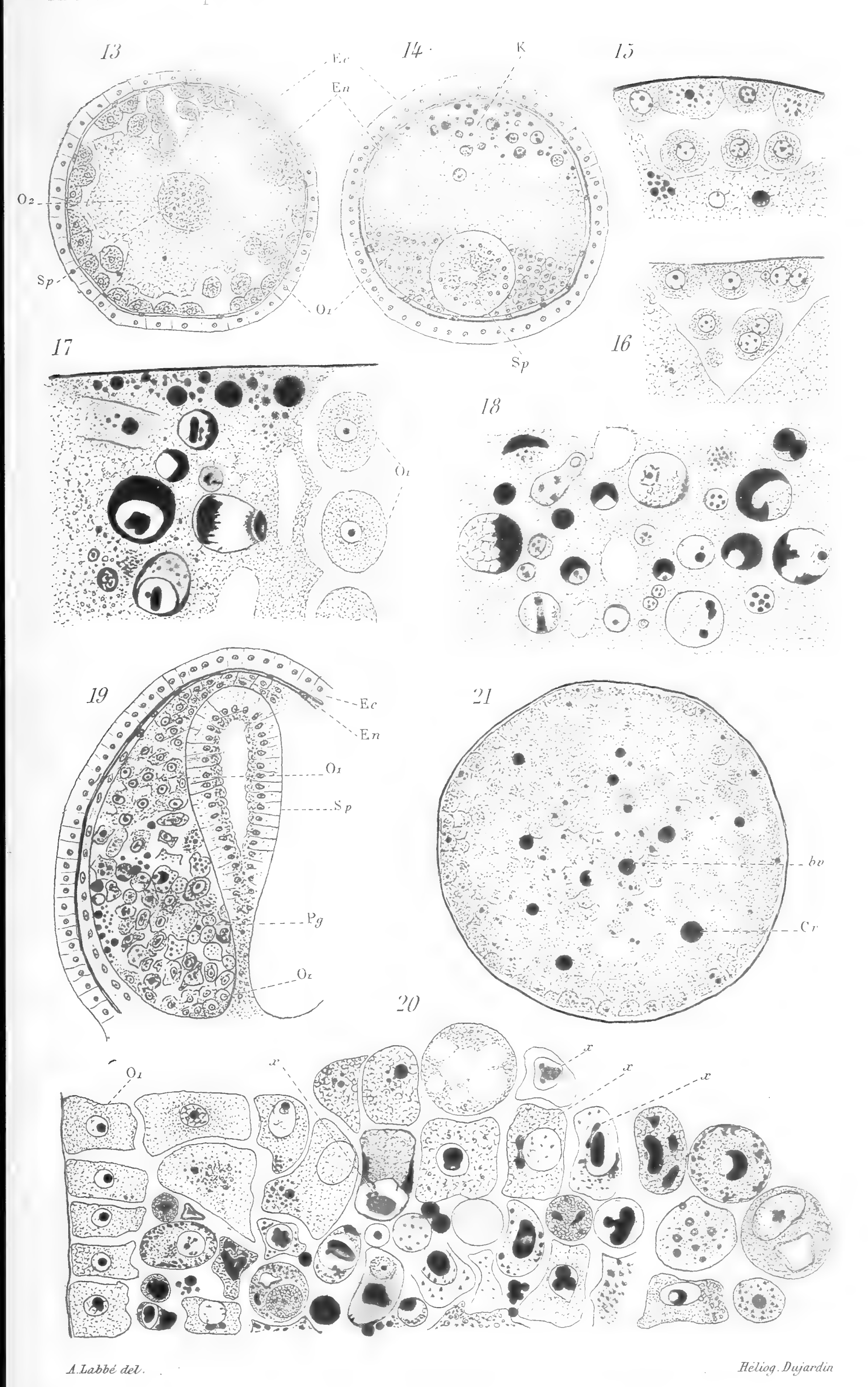
MÉMOIRE DE MM. L. LÉGER ET O. DUBOSCQ SUR LES GRILLONS.

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.



...genèse

Librairie C. Reinwald



A. Labbé del.

Héliog. Dujardin

HYDRAIRES: Ovogenese

Librairie C. Reinwald



ANCYLE (Accouplement)

Librairie C. Reinwald

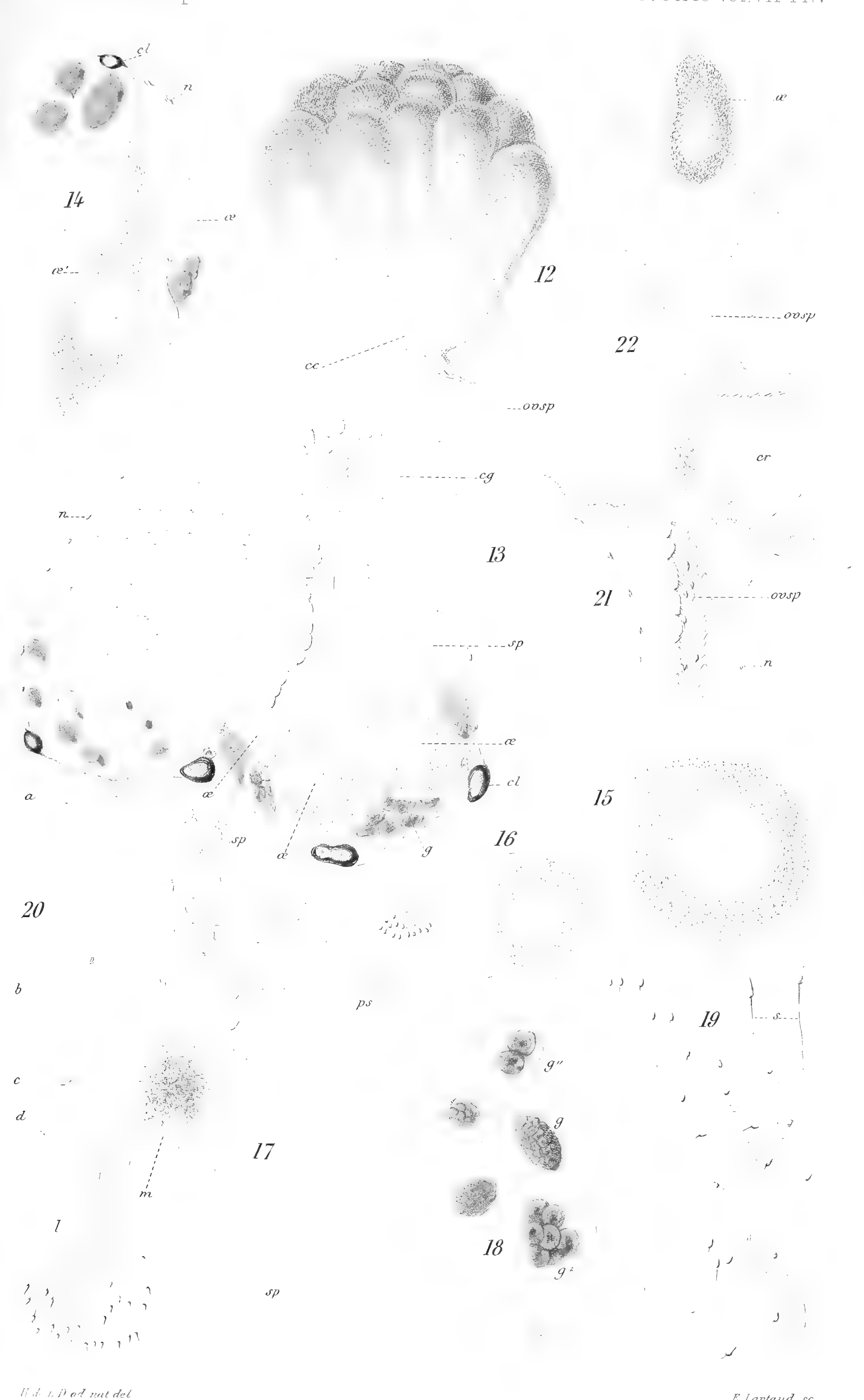


H. de L. D. ad nat. del.

E. Lartaud sc.

ANCYLE (Organes genitaux)

Librairie C. Reinwald



H. de L. D. ad nat. del.

E. Lartaud sc.

ANCYLE (Œuf et Spermatozoïde)

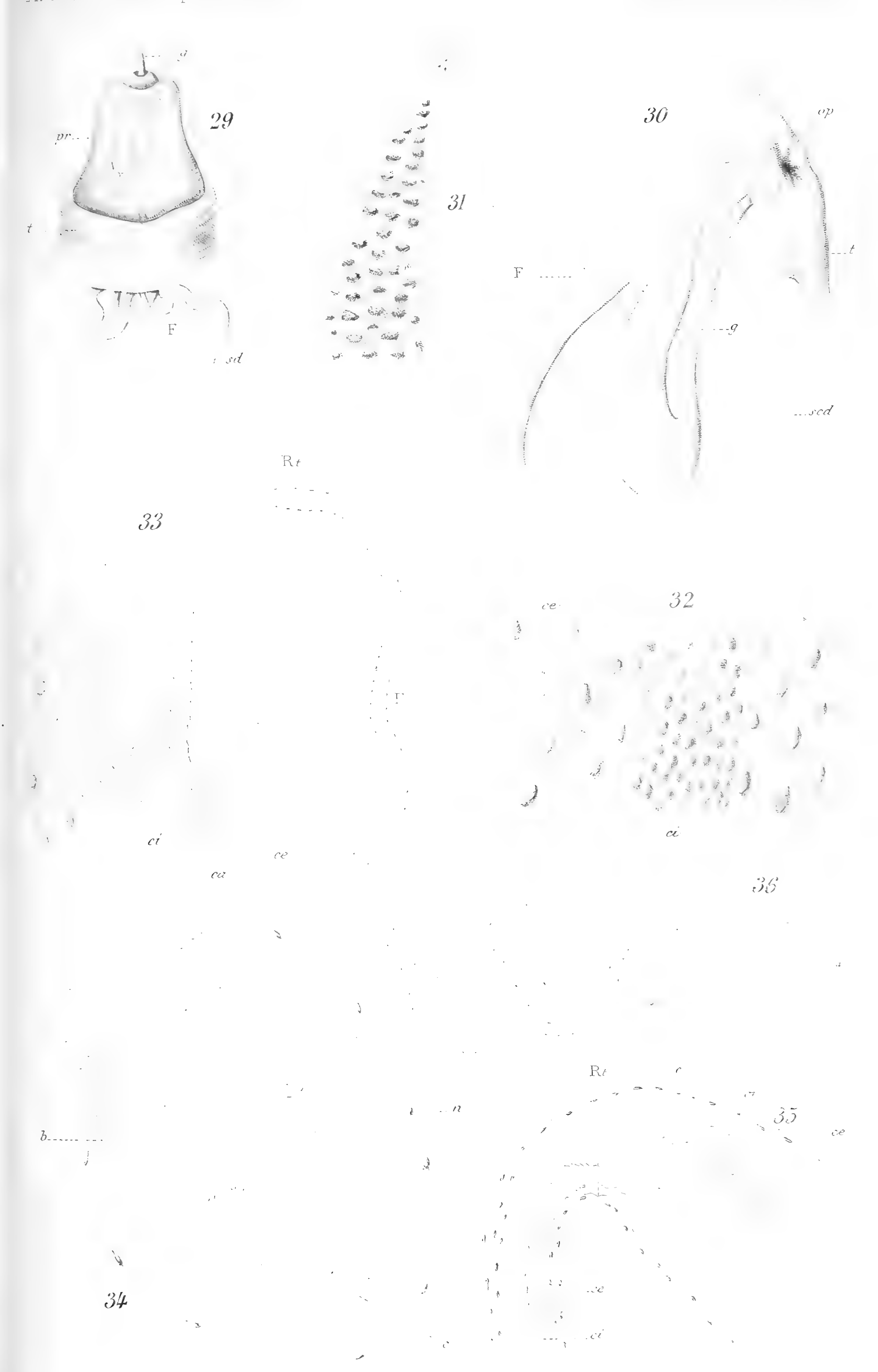
Librairie C. Reinwald



H de L D ad nat del E Lartaud sc.

ANCYLE Ovo-Spermiducte

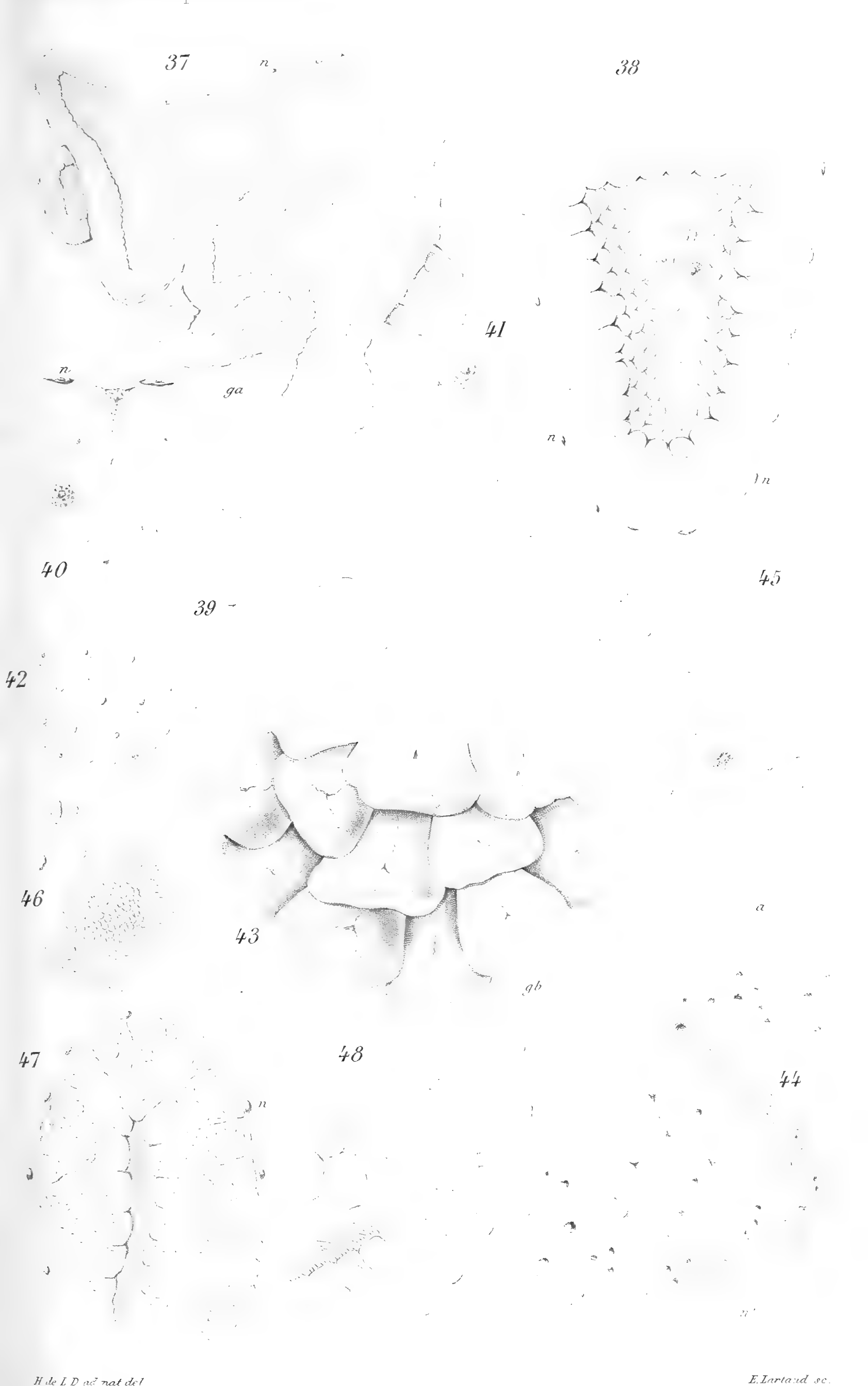
Librairie C. Reinwald



H. de L. D. ad nat. del. E. Lartaud sc.

ANCYLE (Verge Flagellum)

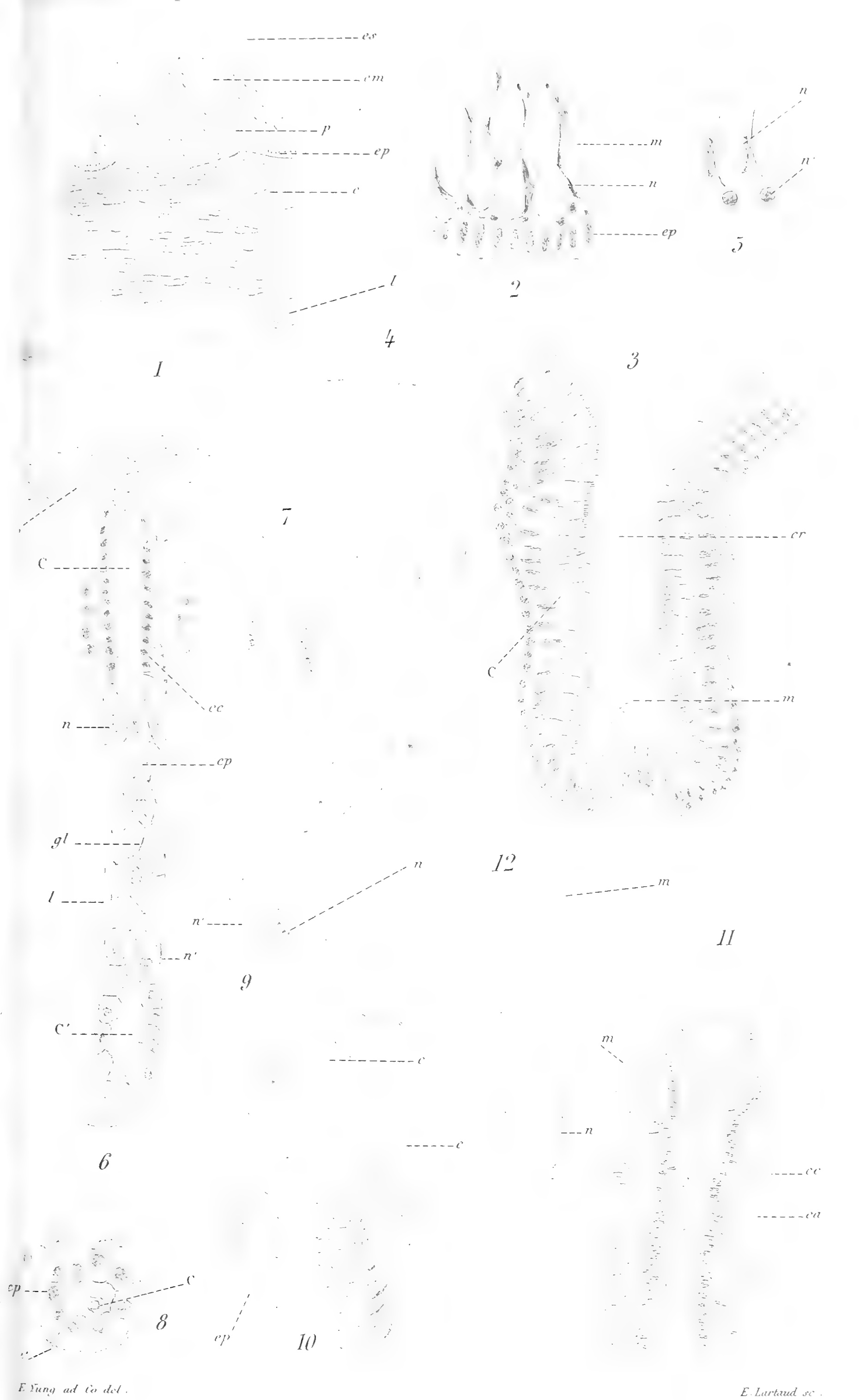
Librairie C. Reinwald



H. de L. D. ad nat. del. E. Lartaud sc.

ANCYLE (Glandes annexes)

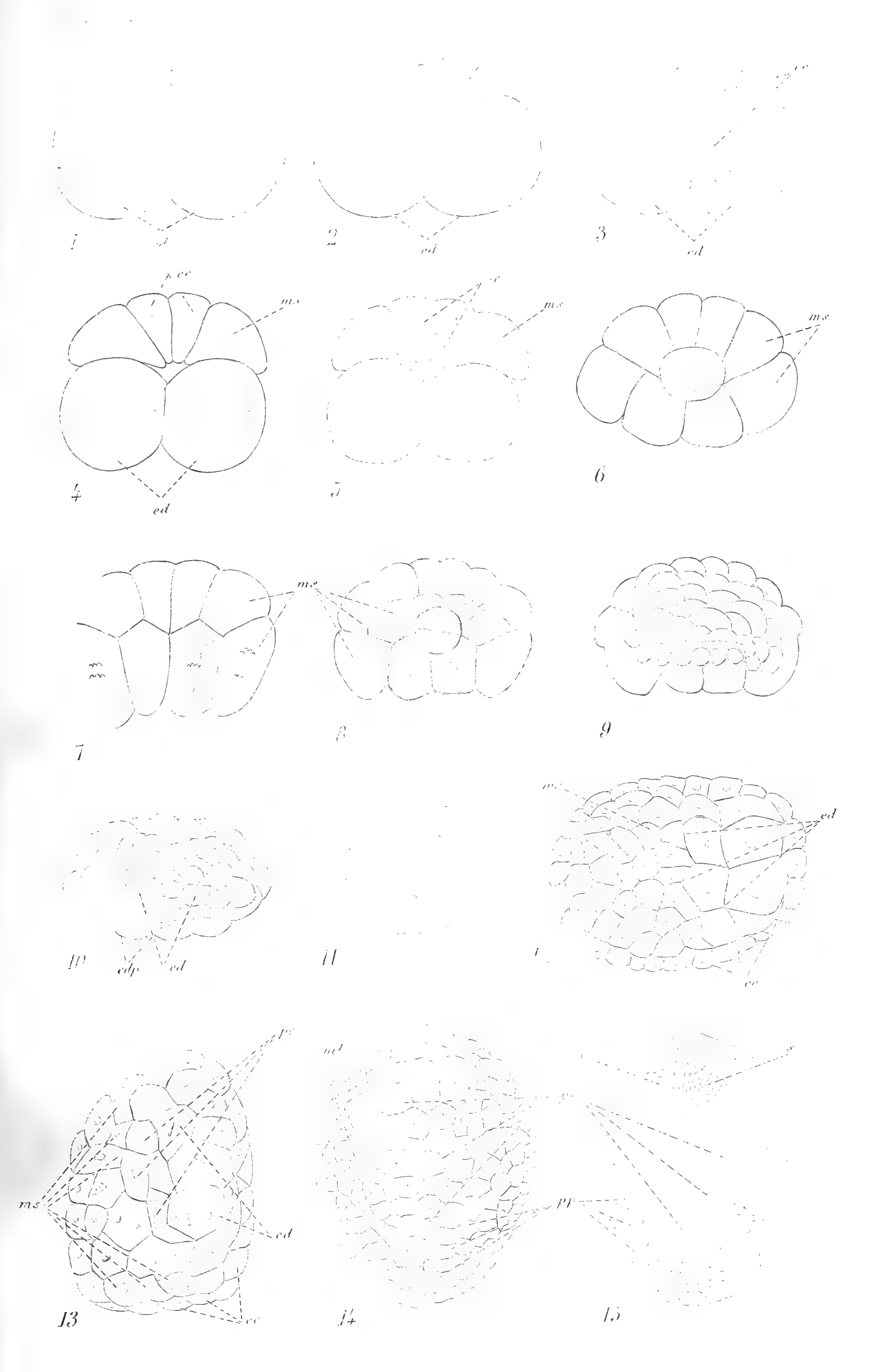
Librairie C. Reinwald



E. Yung ad. Co del.   E. Lartaud sc.

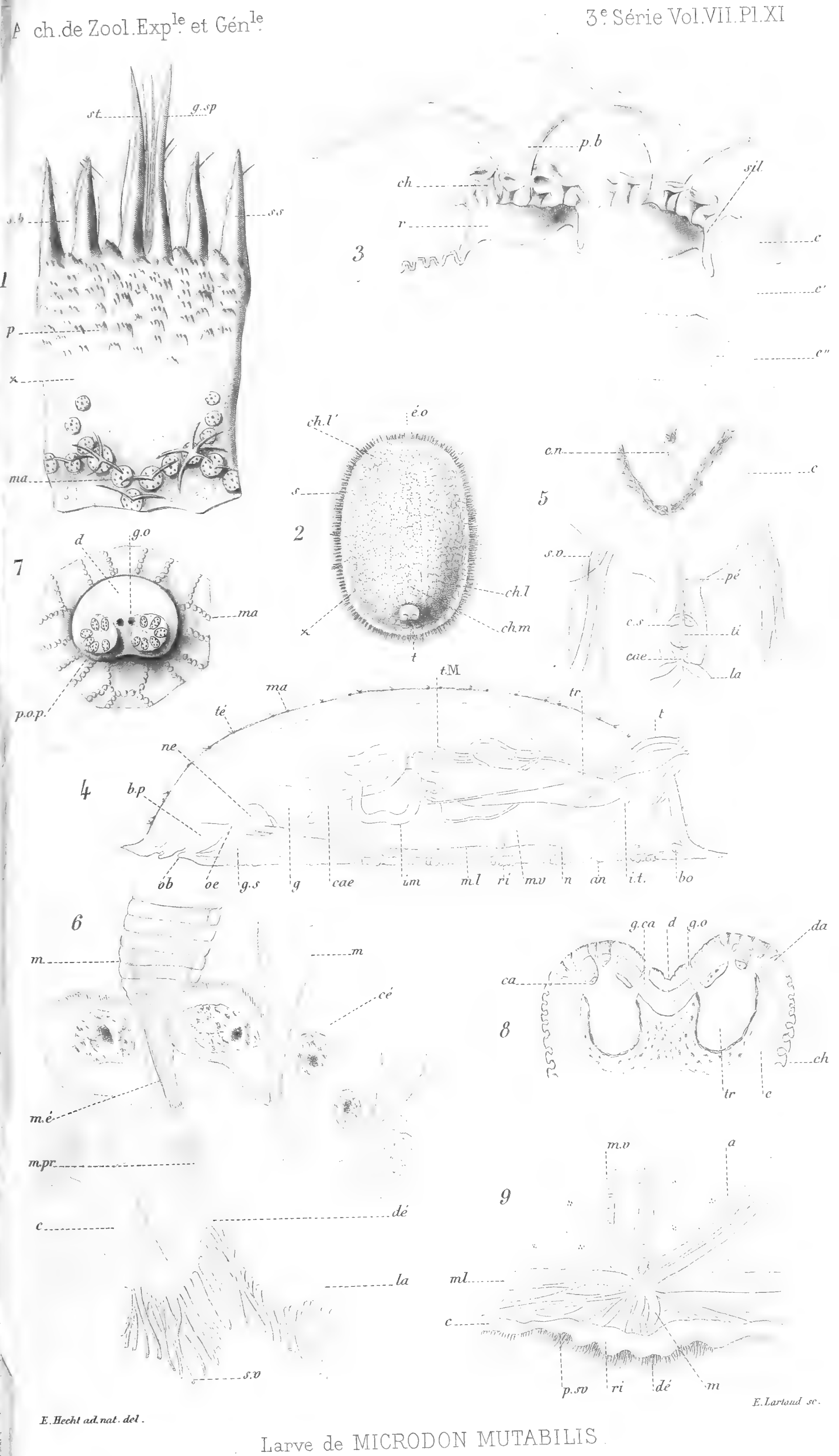
EPITHELIUM INTESTINAL: Scyllium canicula

Librairie C. Reinwald



J. Georgevitch del.

Librairie C. Reinwald.

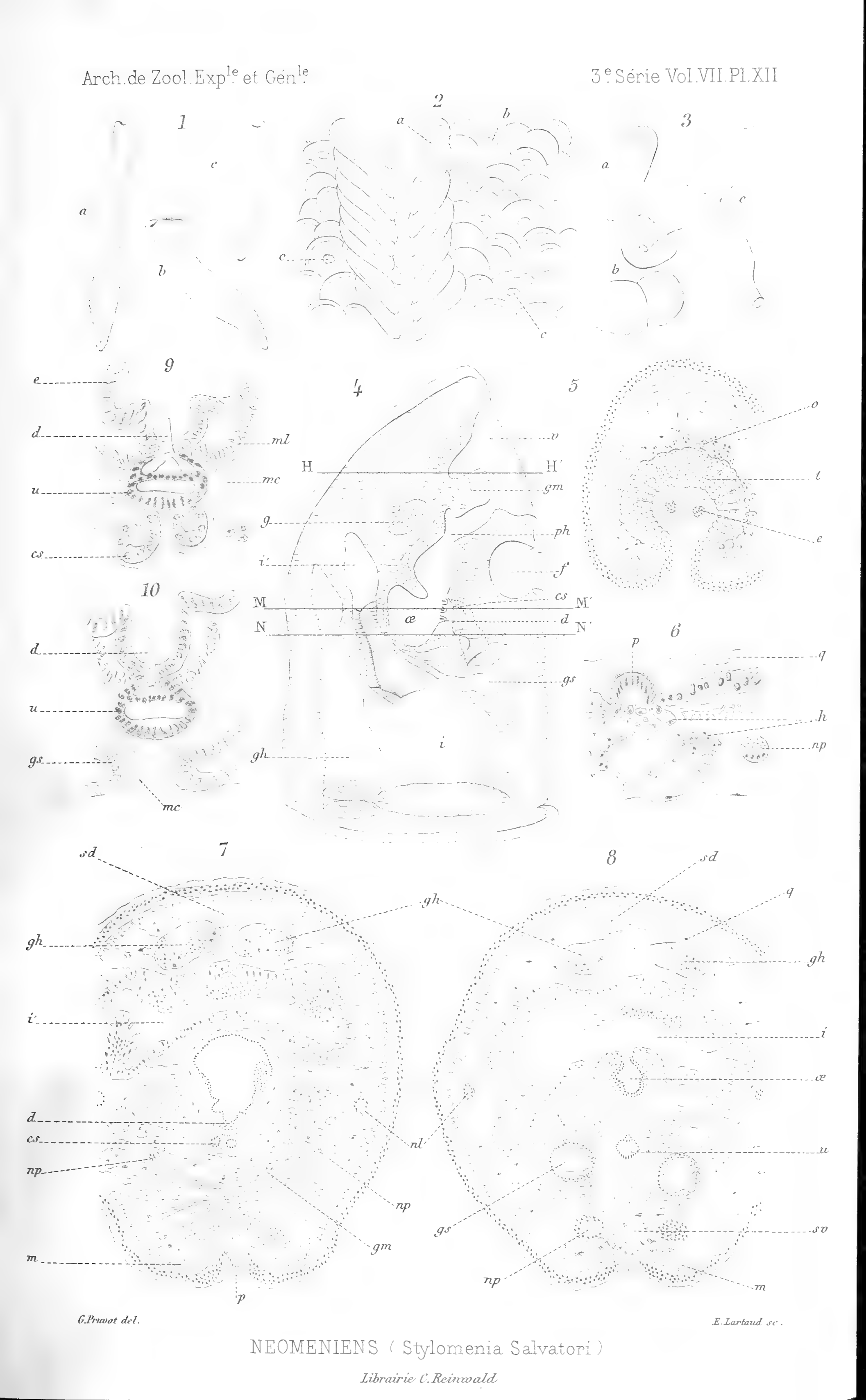


E. Hecht ad. nat. del.

E. Lartaud sc.

Larve de MICRODON MUTABILIS

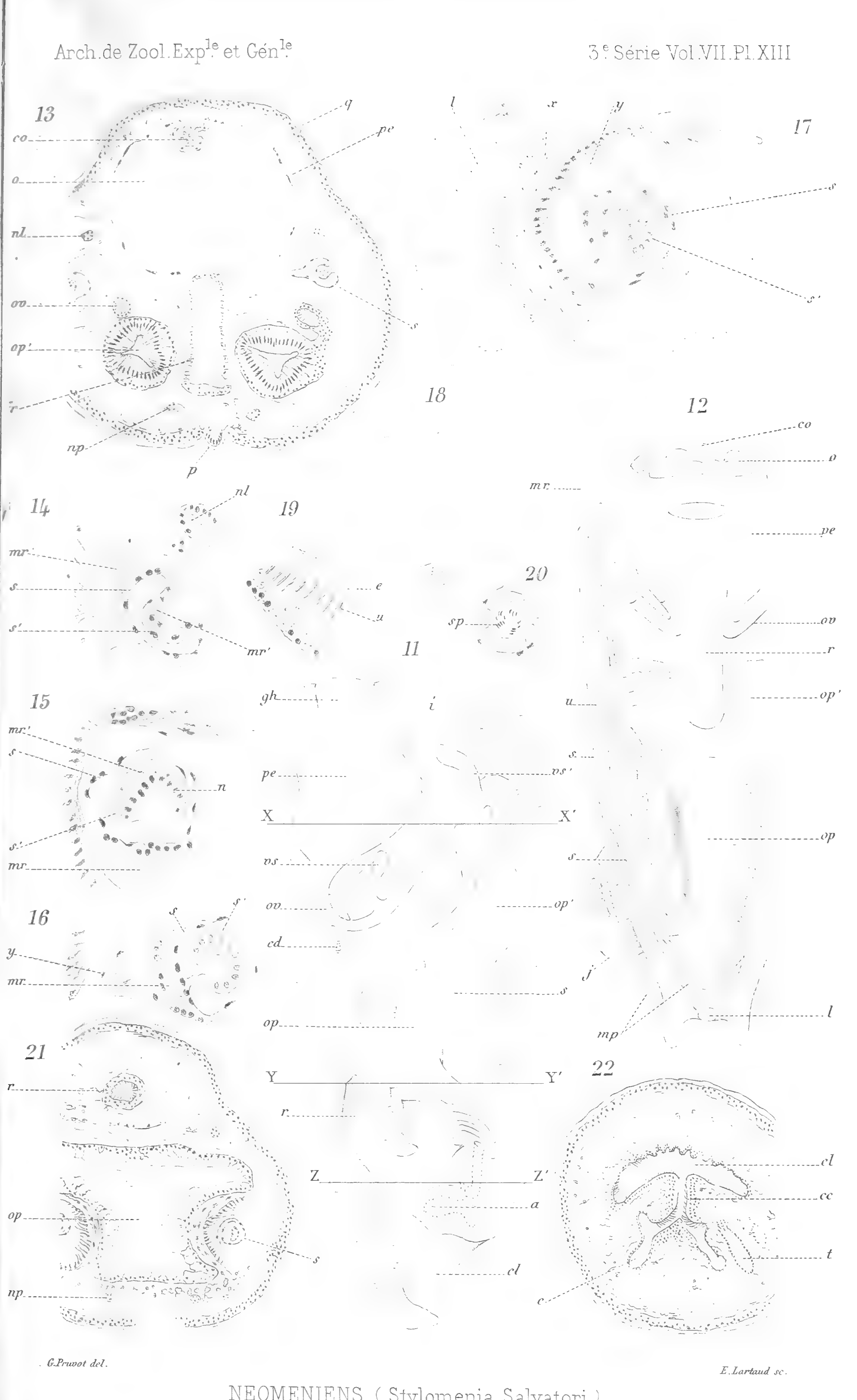
Librairie C. Reinwald



G. Pruvot del.   E. Lartaud sc.

NEOMENIENS (Stylomenia Salvatori)

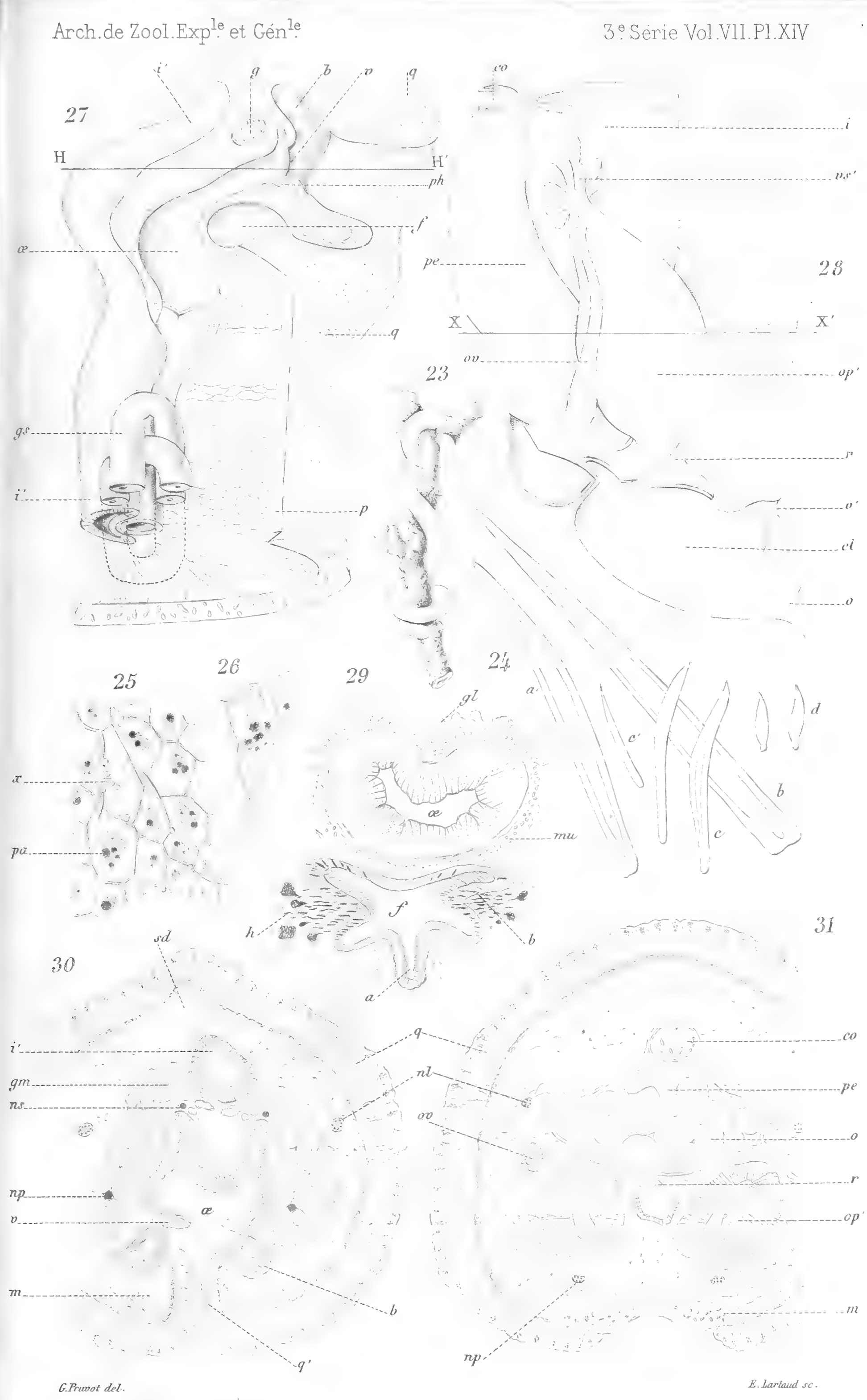
Librairie C. Reinwald



G. Pruvot del.   E. Lartaud sc.

NEOMENIENS (Stylomenia Salvatori)

Librairie C. Reinwald

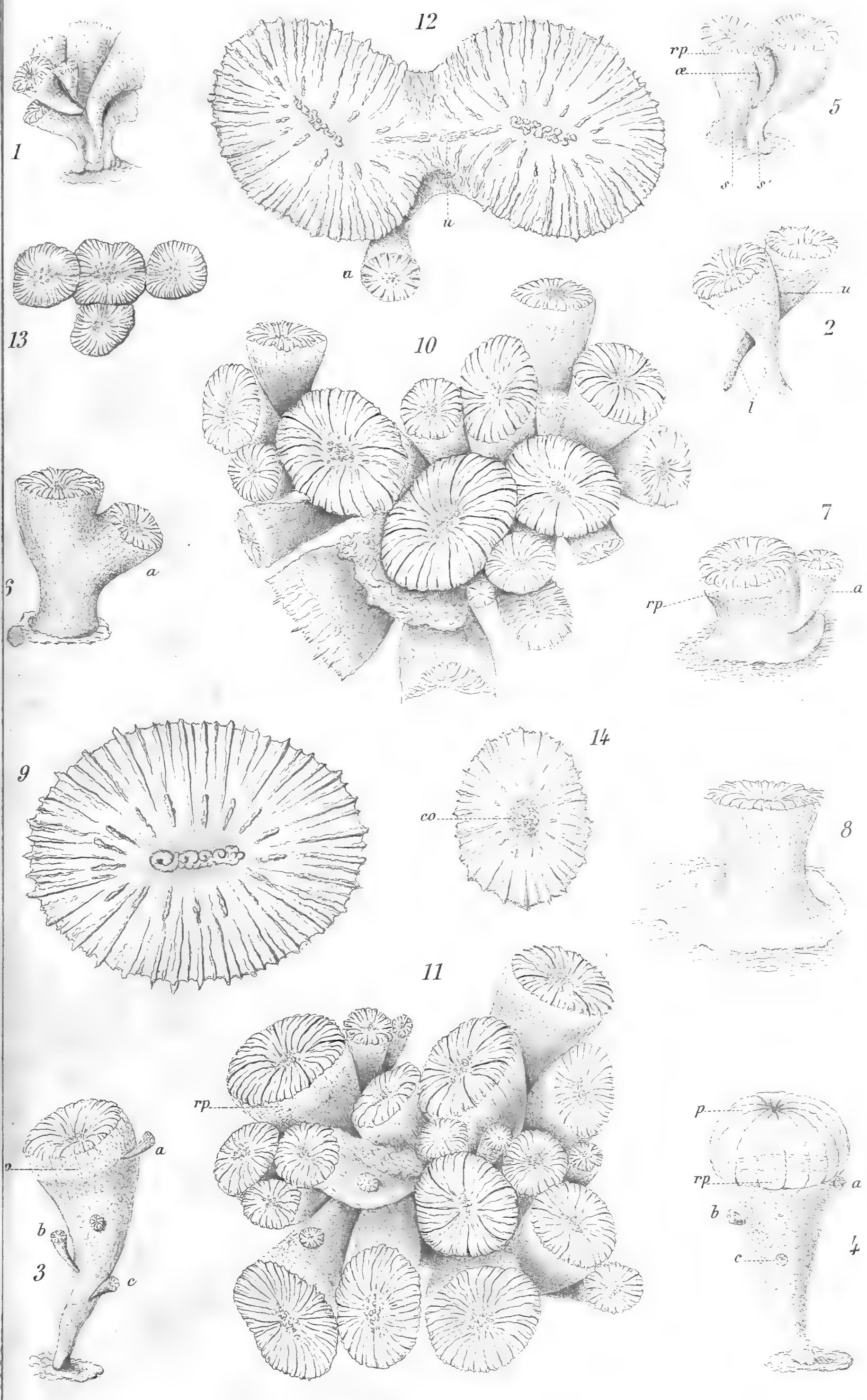


G. Pruvot del.

E. Larlaud sc.

NEOMENIENS (Strophomenia Lacazei)

Librairie C. Reinwald

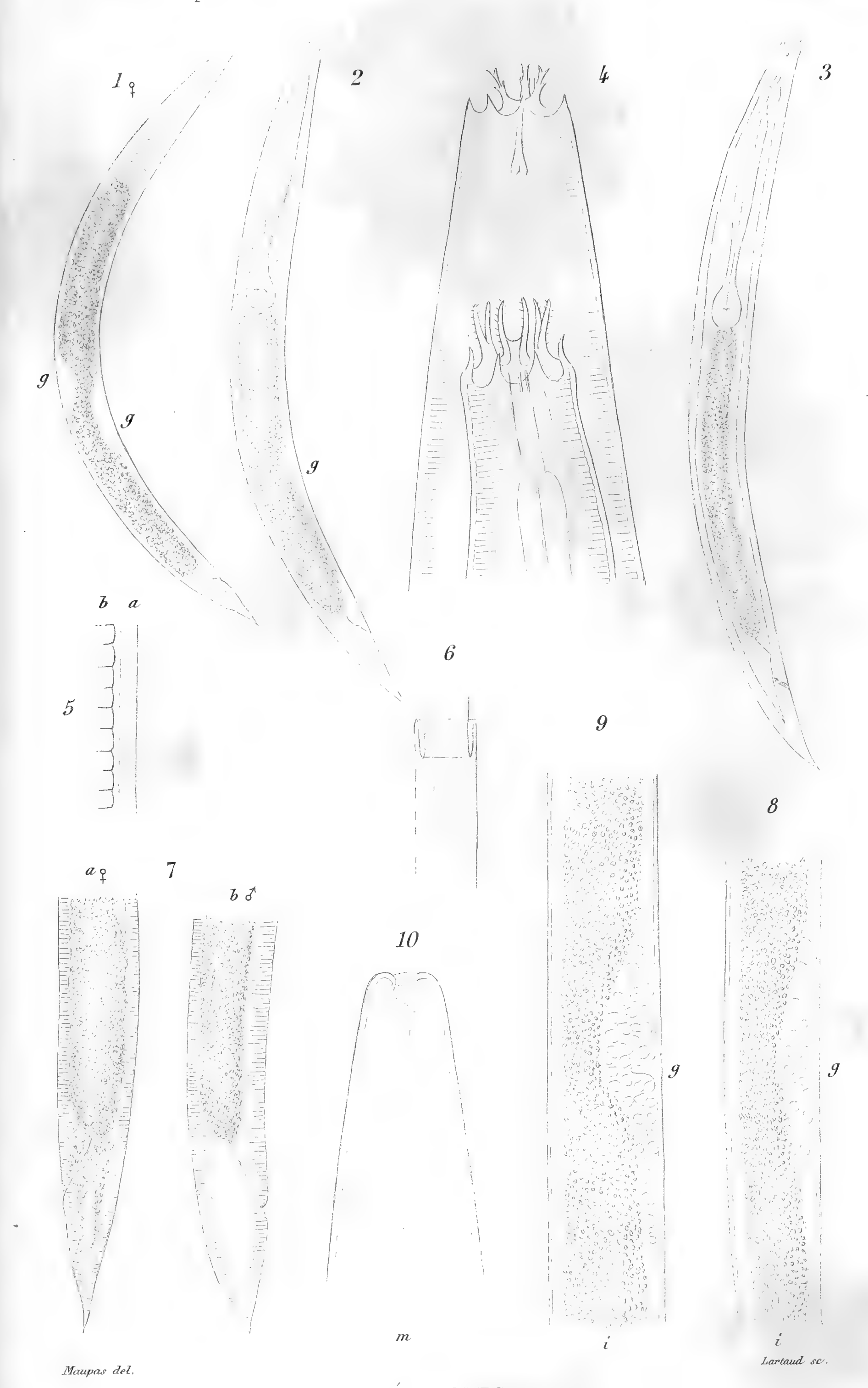


H. de L. D. ad nat. del.

E. Lartaud sc.

CARYOPHYLLIE de PORT-VENDRES

Librairie C. Reinwald

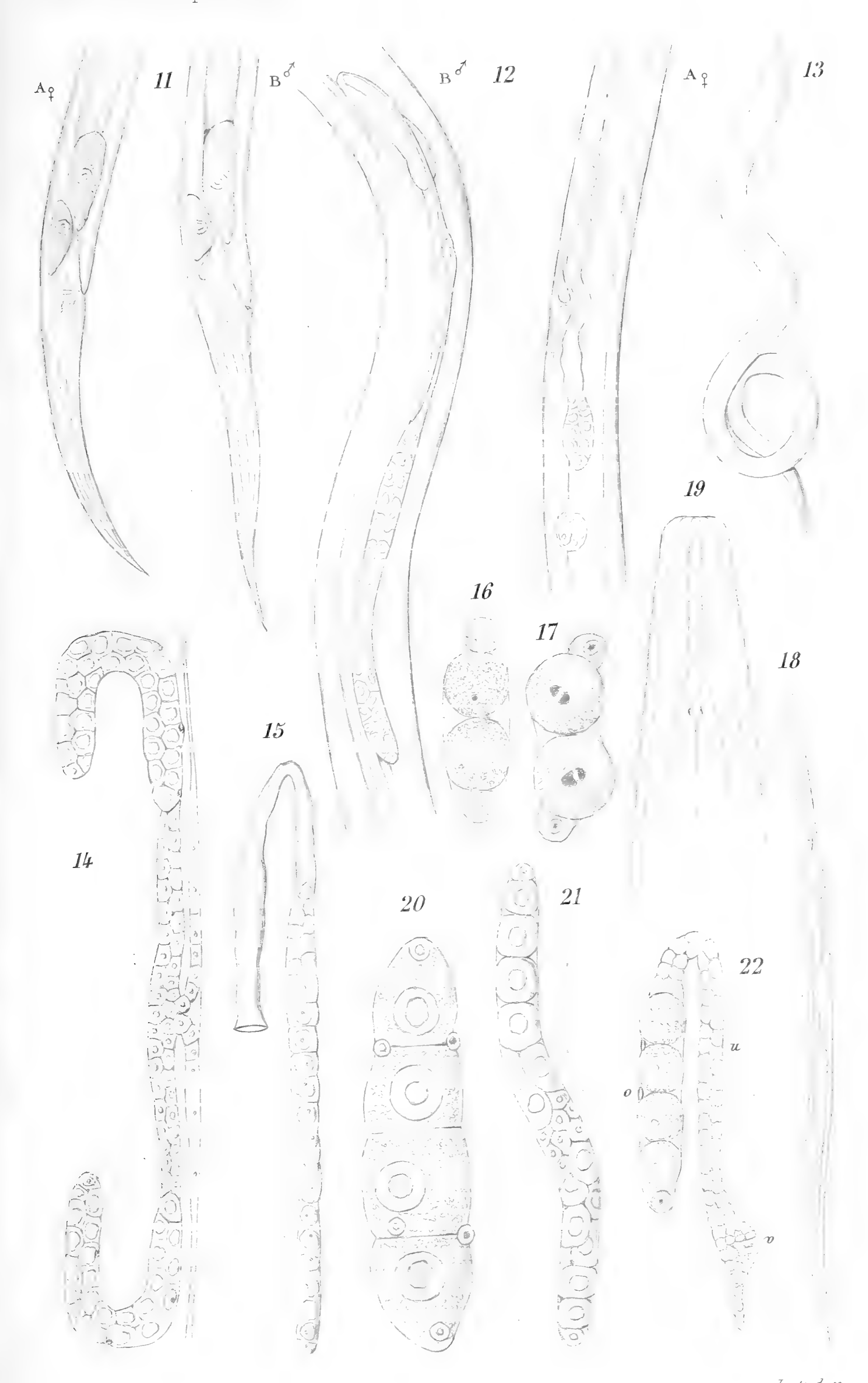


Maupas del.

Lartaud sc.

NÉMATODES

Librairie C. Reinwald

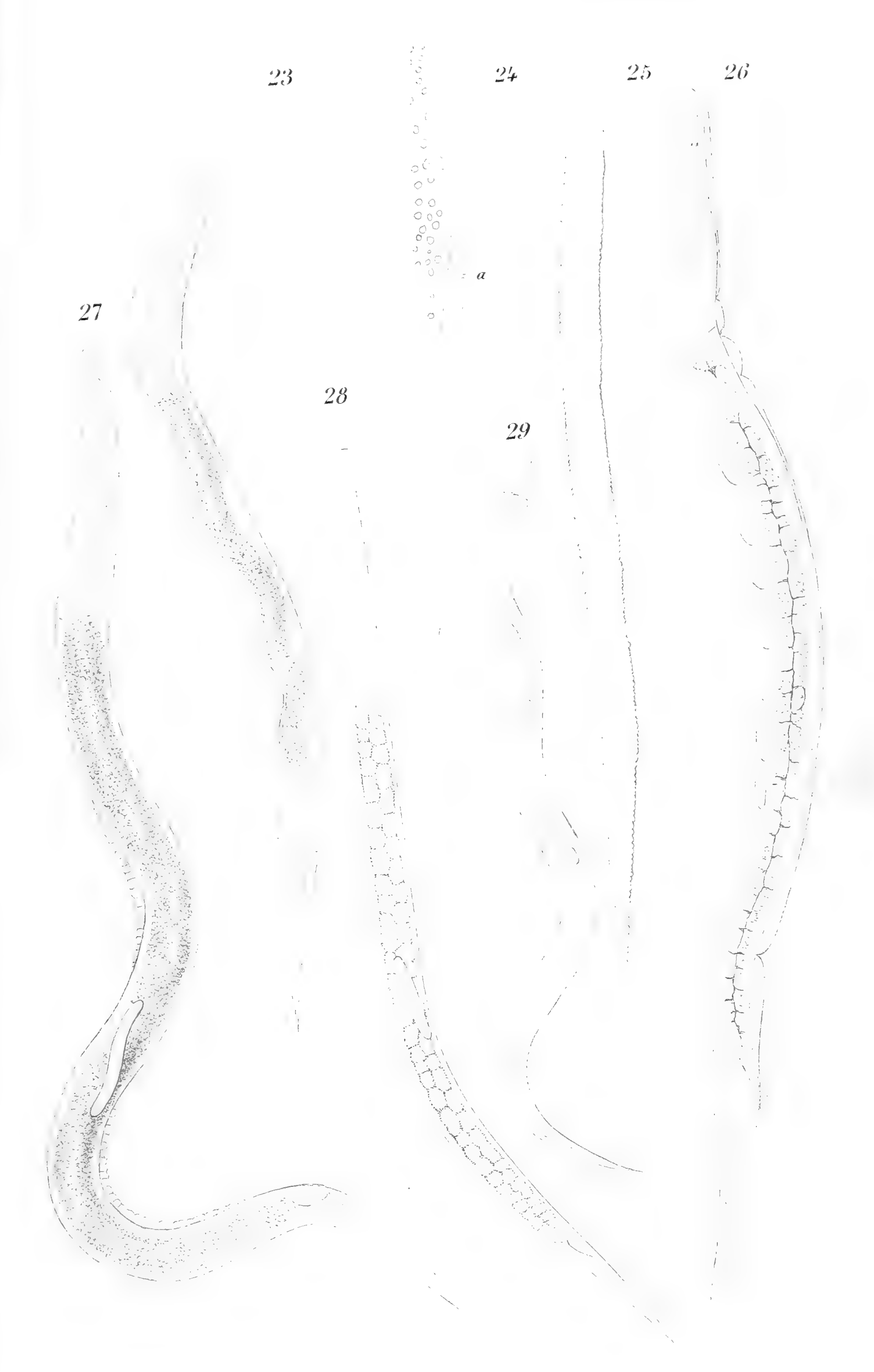


Maupas del.

Lartaud sc.

NÉMATODES

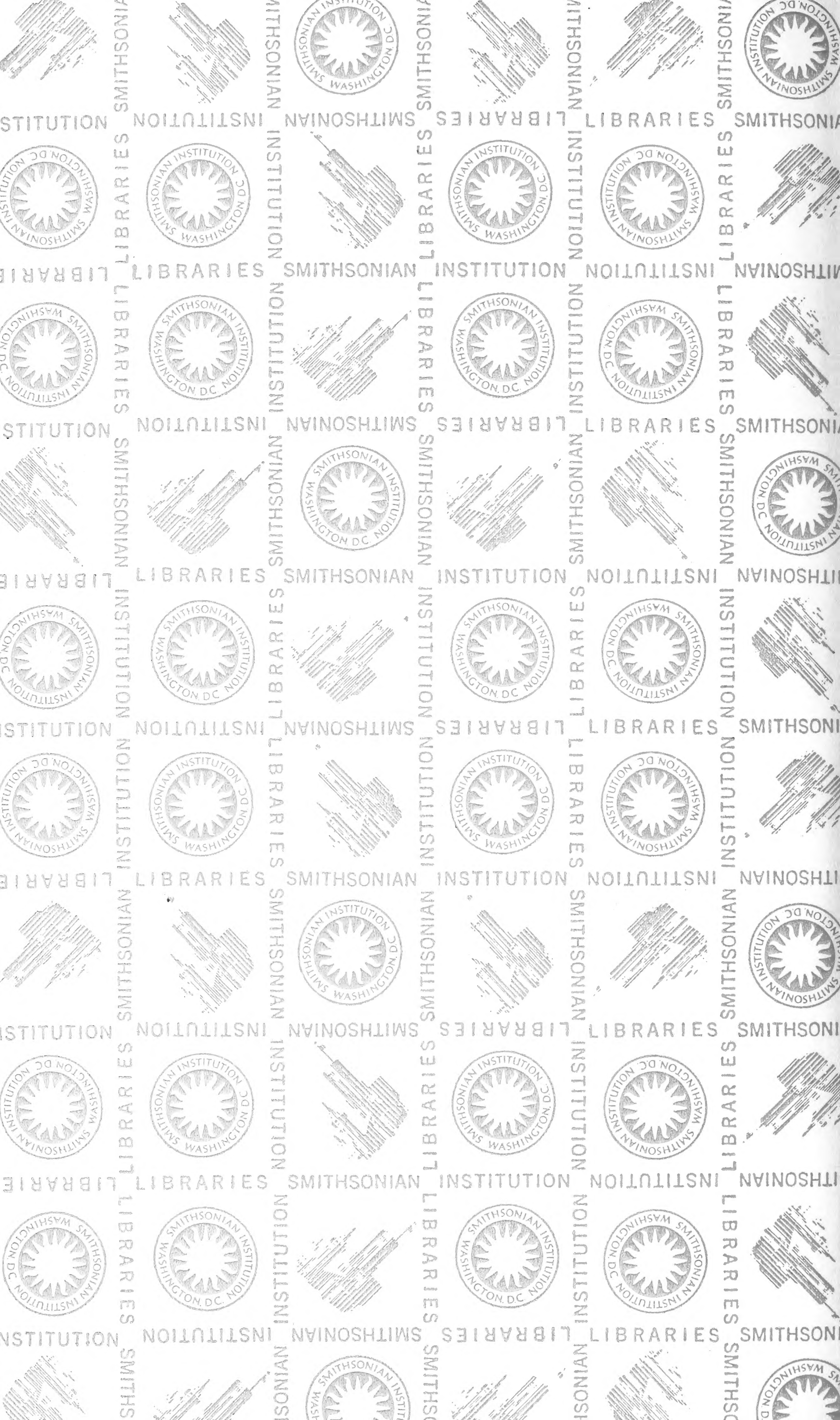
Librairie C. Reinwald

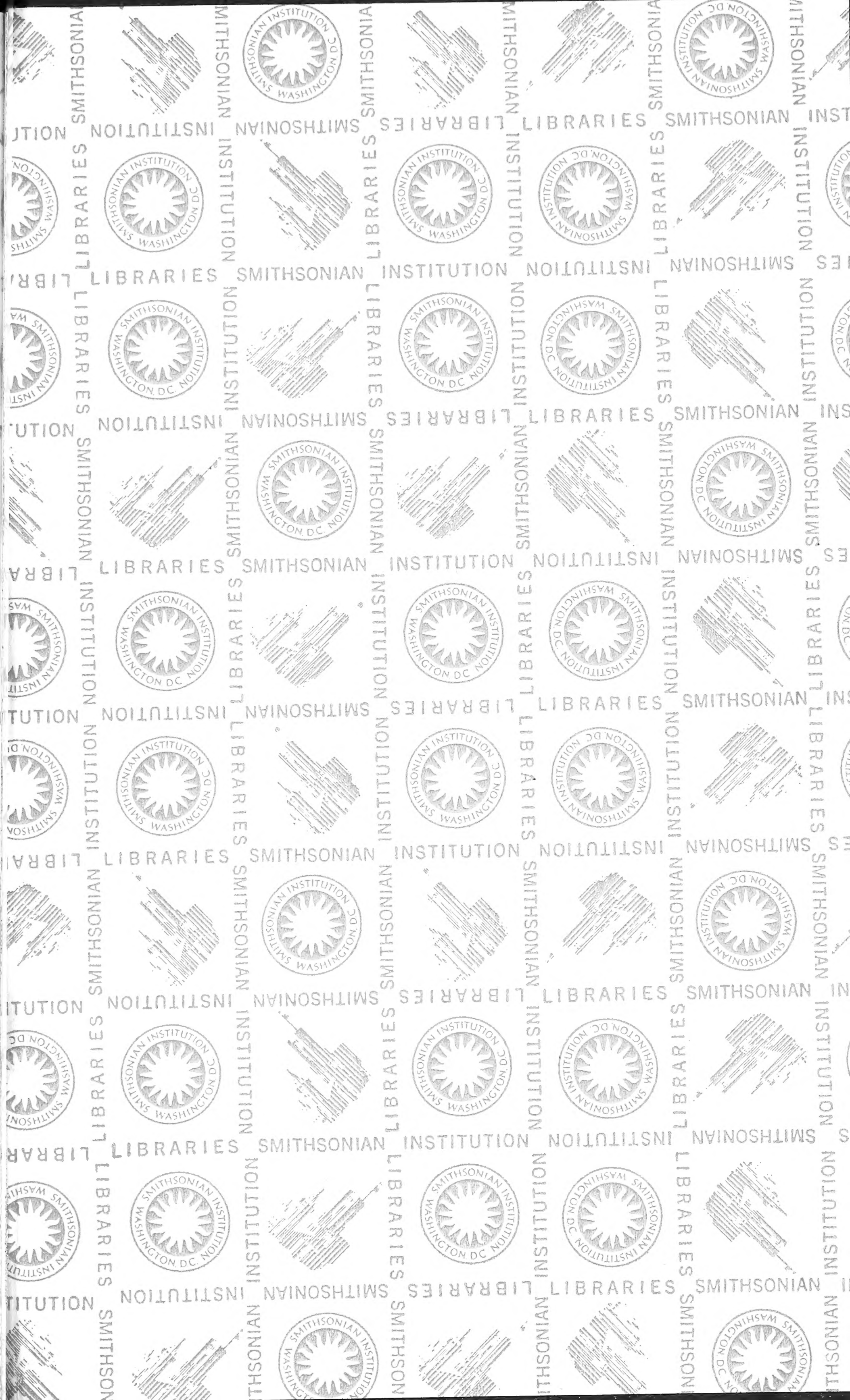


Maupas del. *Lartaud sc.*

NÉMATODES

Librairie C. Reinwald


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES